

# ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

С НАЧАЛА  
XX ВЕКА  
ДО НАШИХ ДНЕЙ











АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ИСТОРИИ  
ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ

# ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

С ДРЕВНЕЙШИХ  
ВРЕМЕН  
ДО НАШИХ ДНЕЙ

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

И. Е. АМЛИНСКИЙ, Л. Я. БЛЯХЕР,  
Б. Е. БЫХОВСКИЙ, В. Н. ГУТИНА,  
С. Р. МИКУЛИНСКИЙ, В. И. НАЗАРОВ  
(отв. секретарь)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»



# ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

С НАЧАЛА  
XX ВЕКА  
ДО НАШИХ ДНЕЙ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ  
Л. Я. БЛЯХЕРА

МОСКВА • 1975

**История биологии (с начала XX века до наших дней).** М., «Наука», 1975 г., стр. 660.

Книга является продолжением одноименного издания, вышедшего в 1972 г., в котором изложение доведено до начала XX в. В настоящей книге показано развитие основных биологических дисциплин в XX в., охарактеризованы их современный уровень и стоящие перед ними проблемы. Большое внимание уделено формированию молекулярных отраслей биологии и их роли в преобразовании всего комплекса биологических наук. Подобная книга на русском языке издается впервые.

Предназначается для широкого круга научных работников, преподавателей, аспирантов и студентов биологических факультетов.

Табл. 1. Илл. 107. Библ. 31 стр.

Книга подготовлена авторским коллективом в составе:

Е. Б. БАБСКИЙ, М. Б. БЕРКИНБЛИТ, Л. Я. БЛЯХЕР,  
Б. Е. БЫХОВСКИЙ, Б. Ф. ВАНЮШИН, Г. Г. ВИНБЕРГ, А. Г. ВОРОНОВ, М. Г. ГААЗЕ-РАПОПОРТ, О. Г. ГАЗЕНКО, П. А. ГЕНКЕЛЬ,  
М. И. ГОЛЬДИН, Н. А. ГРИГОРЯН, В. Н. ГУТИНА, Г. А. ДЕБОРИН, К. М. ЗАВАДСКИЙ, С. Я. ЗАЛКИНД, А. Н. ИВАНОВ, М. М. КАМШИЛОВ, С. С. КРИВОБОКОВА, Л. В. КРУШИНСКИЙ, В. Б. МАЛКИН, Э. Н. МИРЗОЯН, В. И. НАЗАРОВ, А. А. НЕЙФАХ, Г. А. НОВИКОВ, Я. А. ПАРНЕС, Э. Р. ПИЛЛЕ, В. А. ПОДДУБНАЯ-АРНОЛЬДИ, Е. М. СЕНЧЕНКОВА, В. В. СКРИПЧИНСКИЙ, В. П. СКУЛАЧЕВ, В. Н. СОЙФЕР, Б. А. СТАРОСТИН, Б. Н. ТАРУСОВ, А. Н. ШАМИН



## ПРЕДИСЛОВИЕ

В 1972 г. Институт истории естествознания и техники АН СССР подготовил к печати «Историю биологии (с древнейших времен до начала XX века)». Настоящая книга является завершением этого издания и доводит изложение до наших дней. Как и первая книга, она подготовлена в тесном сотрудничестве историков биологии со специалистами, разрабатывающими различные разделы биологии. В наш век с глубокой дифференциацией и специализацией биологических исследований написание истории современной биологии одним человеком, который объективно и с одинаковой глубиной освещал бы процесс поступательного развития всех ее отраслей, — почти невыполнимая задача.

В 1967 г. вышел коллективный труд «Развитие биологии в СССР», охватывающий период с 1917 по 1967 г. В этом труде события мировой науки упомянуты лишь вскользь.

Цель настоящей книги — систематическое изложение развития фундаментальных биологических наук с начала XX в. до наших дней, характеристика их современного состояния и стоящих перед ними проблем. Значительное место уделено в ней выявлению логики познавательного процесса в различных областях биологии, а также выяснению того, какими путями был достигнут современный уровень биологических знаний. В связи с этим обращено особое внимание на революционизирующую роль новых методов и средств исследования, приведших за последние 25—30 лет к радикальным изменениям в биологии, на значение молекулярных отраслей исследования для преобразования классических дисциплин.

Вместе с тем в ряде глав показано, как в разных науках зарождалась потребность в комплексном системном изучении биологических явлений, наблюдаемых на разных уровнях организации живого. Связь биологии с практикой иллюстрируется на примерах применения научных достижений и открытий в промышленности, сельском хозяйстве, медицине, в преобразовании окружающей среды.

Трудность воссоздания подлинной картины развития биологии в XX в. определяется прежде всего большой сложностью современной биологической проблематики, порождающей трудоемкость ее историко-критического анализа, глубокой специализацией биологических исследований, гигантским объемом информации, а также малочисленностью обобщающих работ. Такие молодые отрасли, как молекулярная биология, вирусология, этология, космическая биология, вообще еще не стали предметом систематического исторического изучения.

Создание работы по истории науки авторским коллективом почти неизбежно сказывается на цельности задуманного труда. Это выражается в разном видении одних и тех же фактов, в различной подаче материала и стиле изложения, в преимущественном внимании к отдельным направлениям исследований и т. п. Несмотря на все усилия авторского

коллектива и редколлегии, полностью избежать этих недостатков не удалось и в данном труде.

Кроме того, редколлегия столкнулась с тем, что во многих главах, соприкасающихся тематически, излагается, правда, под разным углом зрения один и тот же материал, «развести» который по смежным главам в ряде случаев оказалось невозможным. Таковы, например, главы по молекулярной биологии и молекулярной генетике, изучающие одни и те же классы биополимеров — нуклеиновые кислоты и белки. В значительной степени такой материал содержат также главы по общей микробиологии и вирусологии. В других тематически близких главах известное повторение материала связано с тем, что он излагается в различных аспектах, выявляющих разные стороны одних и тех же биологических явлений. В этом случае приводимые сведения частично дополняют друг друга. Это относится, например, к главам «Физиология животных», «Биологическая химия», «Общая микробиология», «Биофизика», «Цитология» и «Физиология клетки» или — «Физиология растений», «Биологическая химия», «Индивидуальное развитие растений», «Эволюционная биохимия», «Космическая биология». Во всех остальных случаях, чтобы избежать повторений, делаются отсылки на соответствующие главы.

Редколлегия решила не включать в книгу главу по теоретической биологии, призванной служить фундаментом всего сложного, многопланового здания, каковым является система современных биологических наук, и выполнять интегрирующие функции. Включение в труд по истории уже сформировавшихся дисциплин таких отраслей знания, в которых не только нет единства взглядов, но больше дискуссионного, чем прочно обоснованного, было бы, очевидно, преждевременным. Сведения о том, какие существовали подходы к созданию теоретической биологии, и какими разные авторы мыслят ее содержание, читатель найдет во введении и в отдельных главах.

Одним из наиболее сложных вопросов, с которым столкнулась редколлегия при подготовке настоящего труда, оказалось определение структуры книги — от общего композиционного плана до установления необходимого минимума глав, в которых получили бы отражение основные фундаментальные направления биологических исследований XX в. Этот вопрос теснейшим образом связан, с одной стороны, с классификацией биологических наук, а с другой — с порядком их дифференциации в процессе поступательного развития.

Для системы биологических наук предложено много классификаций. В их основе сообразно разным целям, которые преследуют их авторы, лежат разные принципы. Как и в других разделах естествознания, наиболее объективной системой, выявляющей подлинные отношения между науками, следует признать в биологии классификацию по объектам исследования. В XX в. в связи со все более возрастающей интеграцией биологических знаний и выявлением системной многоуровневной организации биологических объектов предмет многих дисциплин утрачивает четкость своих границ. Сложности объекта исследования соответствует сложность взаимоотношений изучающих его наук, строящихся одновременно на принципах иерархии и взаимного наложения. Именно такой сложный характер носят, например, взаимоотношения между основными отраслями молекулярной биологии — молекулярной генетикой, молекулярной биофизикой, биохимией, многими разделами микробиологии и вирусологии и даже физиологии. Аналогичное положение наблюдается в такой комплексной отрасли знания, как биология развития, которая объ-



единяет данные биохимии, генетики, цитологии, эмбриологии и экспериментальной морфологии. Принимая во внимание указанные причины, становится понятным, почему для биологии до сих пор не существует единой общепринятой классификации. Ясно также, что если бы такая классификация и существовала и была положена в основу структуры книги, это бы вовсе не означало, что последняя отражала бы исторический порядок дифференциации биологии.

Если следовать при построении книги принципу хронологии, то встает другая трудность — большие различия между разными науками и отраслями исследования в сроках их зарождения и темпах развития. Собственно, развитие каждой науки имеет свою периодизацию.

Так, в XX в. продолжают существовать и успешно развиваться такие, едва ли не самые «старые» отрасли биологии, как зоология и ботаника. При сохранении в них трех традиционных разделов — морфологии, систематики и географического распространения организмов — их проблематика значительно расширилась. Благодаря новым методам исследования стало возможным решать даже традиционные задачи «инвентаризации» и систематизации органического мира с гораздо большей точностью. Эти науки в XX в., конечно, в значительной мере преобразились. Вместе с тем при анализе развития зоологии и ботаники в XX в. обнаруживается, что оно совершалось относительно плавно, без резких переломов и скачков. Иная картина наблюдалась в физиологии животных и человека. Быстрый прогресс методики и техники исследования уже в первой половине XX в. определил создание научных основ таких новых разделов физиологии, как учение о высшей нервной деятельности, о координации функций центральной нервной системы, а также раскрытие функций вегетативной нервной системы, механизмов возбуждения и торможения и многое другое; в 40—50-х годах произошло коренное техническое перевооружение физиологии, создавшее предпосылки для быстрого перехода исследований в перспективных направлениях на клеточный уровень. Сообразно этим различиям в характере развития содержание зоологии и ботаники — для каждого из этих разделов — изложено в одной главе, а физиологии — в двух.

Ряд отраслей и дисциплин, приобретших в настоящее время ведущее значение в биологии, сформировался совсем недавно. Таковы, например, этология, биология развития, космическая биология, изучение биосферы, биокибернетика. Несмотря на молодость, они переживают сейчас период чрезвычайно интенсивного развития.

По изложенным причинам разработать единую периодизацию для всей биологии чрезвычайно трудно. Основная из них заключается в том, что разные науки достигают состояния относительной зрелости в разное время. Главным же критерием того, что данная наука сложилась, мы считаем не начало исследований, сознательно направленных на достижение ее целей, а становление ее теоретической основы. В этом смысле генетика и экология — всецело детища XX в.

Книга состоит из четырех частей. В первой части освещена история тех наук, которые изучают закономерности строения и жизнедеятельности основных разделов органического мира. Вопросы индивидуального и исторического развития затрагиваются в них лишь попутно и выделены в специальные разделы. В эту часть наряду с такими традиционными отраслями, как зоология, ботаника, физиология животных и растений, вошла также биологическая химия, изучающая молекулярные основы процессов жизнедеятельности. Сравнительно большой объем этой части отражает огромное многообразие живой природы.

Вторая часть включает дисциплины, изучающие субклеточные и молекулярные структуры, обеспечивающие устойчивость индивидуального развития организмов и преемственность их видовых и индивидуальных свойств. Сюда входят цитология, физиология клетки, генетика, сформировавшиеся или получившие интенсивное развитие только в XX в.

Третья часть посвящена исследованию закономерностей исторического развития живого — от биогеоценотических и популяционно-видовых до молекулярных, обобщаемых эволюционной теорией. Прибавление к названиям наук, рассматриваемых в этой части, определения «эволюционный» вовсе не означает, что остальные науки (представленные в других частях книги), например зоология, ботаника, генетика, экология, не достигли эволюционного этапа развития; в XX в. все биологические науки стали эволюционными. В данном случае рассматриваются только эволюционные направления, которые приобрели известную самостоятельность.

В четвертой части прослеживается становление и развитие отраслей биологии, возникших лишь в течение последних десятилетий. Наряду с дисциплинами, изучающими биологические явления на молекулярном уровне, здесь рассмотрены и такие направления, отражающие тенденцию к комплексному и интегрированному исследованию жизненных явлений на всех уровнях организации, как изучение биосферы и космическая биология. В этой части дан также анализ применения математических и кибернетических методов в биологии, получивших развитие с конца 40-х годов.

В работе по истории науки первостепенное значение имеет датирование описываемых открытий (публикаций). Приводимые в скобках фамилии авторов и годы, как правило, не являются ссылками на библиографию. Включение всех публикаций в список литературы потребовало бы значительного увеличения объема книги. Список литературы, составленный по главам, содержит необходимый минимум источников (оригинальные исследования, составившие важный этап в развитии данной дисциплины, работы по ее истории и обзоры), дающих общее представление о развитии соответствующей отрасли биологии. Он подготовлен Е. Б. Баглай; иллюстрации подобраны Е. М. Сенченковой.

Редколлегия выражает сердечную благодарность многочисленным научным коллективам и научным работникам, которые своими замечаниями и предложениями в процессе работы над рукописью способствовали ее улучшению.

## ВВЕДЕНИЕ

XX в. ознаменовался огромным прогрессом биологических знаний, относительным и абсолютным возрастанием роли биологии среди других отраслей естествознания. Крупные успехи биологии XX столетия, определившие ее превращение из науки преимущественно описательной в науку преимущественно экспериментальную и точную, вооруженную новейшими методами и техническими средствами исследования, тесно связаны с достижениями физики, химии, математики, техники — всего естествознания в целом. Вместе с тем они явились результатом закономерного развития проблем самой биологии, следствием внутреннего движения познавательного процесса в этой области знания. Каковы же характерные черты этого движения?

В XX в. в большой степени усилился процесс дифференциации биологических наук. Он сопровождался все более углубляющейся специализацией. В результате этого процесса одна за другой возникли новые отрасли знания, которых не существовало в XIX в. Таковы генетика, молекулярная биология, радиобиология, цитология, вирусология, этология, биология развития и др. В рамках этих и старых, традиционных наук возникли отдельные дисциплины, области и направления исследований, претендующие на автономное существование. Так, в генетике выделились радиационная, молекулярная, популяционная, эволюционная, медицинская генетика, генетика микроорганизмов и т. д.; в физиологии животных и человека — сравнительная и эволюционная физиология, учение о высшей нервной деятельности, нейрофизиология, клиническая физиология, эндокринология, иммунология и пр. В итоге современная биология включает сотни наук, отраслей и направлений, образующих очень сложную и многоплановую систему и является наиболее разветвленной частью естествознания.

Процесс дифференциации и специализации в биологии продолжается и в наши дни.

В связи с прогрессирующим разветвлением биологических наук, усложнением методики и техники биологического наблюдения и эксперимента и с необходимостью получения точной количественной характеристики изучаемых явлений в XX в. все реже встречаются ученые-энциклопедисты, способные охватить в научном поиске одновременно несколько проблем из различных областей биологии. Роль таких ученых перешла к научным коллективам лабораторий и исследовательских центров.

Уже начиная с первых десятилетий XX в. специалисты разных отраслей биологии стали приходить к заключению, что важнейшие проявления жизнедеятельности — обмен веществ и энергии, дыхание, передача и реализация наследственной информации — связаны с процессами, протекающими в организмах на субклеточном и молекулярном уровнях. Однако до середины 40-х годов непосредственный анализ этих процессов

был почти невозможен из-за отсутствия соответствующих технических средств и недостаточной зрелости самих биологических дисциплин.

Вторая половина 40-х годов — важный рубеж в истории биологии XX в. С этого момента началось широкое проникновение в дотоле совершенно недоступную для познания область элементарных процессов жизнедеятельности, совершающихся на молекулярном уровне. Чрезвычайно быстрыми темпами стали развиваться новые представления о биохимических основах жизни, изменившие весь облик биологии. Возникла совершенно новая отрасль — молекулярная биология, стремящаяся раскрыть биологические функции молекул различных химических веществ и пути их реализации. Успехи в изучении жизненных явлений на субклеточном и молекулярном уровнях вели к быстрому отпочкованию все новых и новых отраслей и направлений. Так возникла биохимическая эмбриология, изучающая химические основы регуляции роста, дифференциации и развития организмов на эмбриональных стадиях, биохимическая (молекулярная) генетика, радиоэкология. Часто объекты исследования молекулярных отраслей биологии оказываются столь близкими, что их разграничение становится условным. Все это свидетельствует о том, что биология вступила в стадию коренных, революционных преобразований, являющихся составной частью общей научно-технической революции.

За 25 лет существования молекулярной биологии сделаны открытия огромного значения: выяснена структура и механизм биологических функций молекул ДНК, всех типов РНК и рибосом; расшифрован генетический код и доказана его универсальность; произведен химический, а затем и биологический (ферментативный) синтез гена, в том числе гена человека, *in vitro*; благодаря раскрытию принципа матричного синтеза разрешена кардинальная общebiологическая проблема специфичности биосинтеза белка; обнаружены два принципа воспроизведения молекулярных и надмолекулярных структур — редупликация (у ДНК) и «самосборка» (у ферментов, рибосом, хромосом, вирусов и т. д.); разработан подход к изучению механизмов регуляции генной активности; открыта обратная транскрипция — синтез ДНК на основе РНК; расшифрована последовательность расположения аминокислот более чем в 200 белках, выяснены их вторичная структура и способ укладки полипептидных нитей в молекуле (третичная и четвертичная структура); доказана нуклеопротеидная структура хромосом, вирусов и фагов; изучены механизмы функционирования дыхательных пигментов; установлено биохимическое единство основных процессов жизнедеятельности почти во всем органическом мире. Уже простой перечень этих открытий, который можно было бы легко продолжить, свидетельствует о крутом подъеме биологии во второй половине XX в. Важнейшим общим итогом развития молекулярной биологии явилось то, что наше понимание совокупности жизненных явлений как двуединого процесса обмена веществ — экзо- и эндотермического — неизмеримо углубилось благодаря раскрытию потока информации, пронизывающего собой все уровни биологической организации. Составляя фундамент жизни, обмен веществ и поток информации служат наиболее общей основой единства биологических наук.

Современный прогресс молекулярной биологии и биологии в целом стал возможен благодаря разработке и широкому применению новых методов и средств исследования, базирующихся на достижениях физики, химии, математики, техники — электронной микроскопии, рентгеноструктурного анализа, метода меченых атомов, ультрацентрифугирования, хроматографии, точных приборов, работающих на повышенных скоростях

и частью или полностью автоматизированных (ультрацентрифуги, ультрамикротомы, микроманипуляторы, электрокардиографы, электроэнцефалографы, полиграфы, спектрофотометры, масс-спектрографы, осциллографы и многие другие). Созданы также новые методы прижизненных исследований (культуры клеток, тканей и органов, маркировка эмбрионов, применение радиоактивных изотопов и пр.). Уже работают лаборатории, в которых можно изучать действие любых комбинаций климатических и физико-химических факторов (биотроны, фитотроны).

Проникновение в биологию принципов и методов физики и химии, определившее ее глубокие качественные преобразования, по вполне понятным причинам ограничилось в основном низшими уровнями биологической организации — до организменного включительно. Что касается высокого эффекта, который был получен от приложения этих наук к изучению живых объектов, то он определялся последовательным проведением метода редукции — объяснения закономерностей вышележащего уровня организации через свойства нижележащего уровня. Так, очень многие особенности в протекании внутриклеточных биохимических процессов удалось понять, исходя из чисто физико-химических взаимодействий между молекулами биополимеров. Наконец, прогресс в изучении молекулярных основ жизни был обусловлен переходом к использованию наиболее просто организованных объектов — бактерий, вирусов и фагов, работа с которыми имела большие методические преимущества.

Возникновение новых и прежде всего молекулярных отраслей биологии, способствовавших раскрытию многих сокровенных тайн жизни, может породить ошибочное впечатление, будто прежние, традиционные биологические науки утратили свое значение. Подобное заключение было бы ошибочно уже с методологической точки зрения, ибо познание организма как сложной многоуровневой и интегрированной системы, с одной стороны, и всех форм его взаимодействия с окружающими условиями (абиотическими и биотическими), с другой, требует изучения этих явлений на всех уровнях организации. Поскольку в непрерывно совершающемся круговороте жизни нет второстепенных звеньев и поскольку выпадение хотя бы одного звена из системы иерархических зависимостей живой природы неминуемо нарушило бы этот круговорот, не может быть и второстепенных наук, изучающих эти звенья. К такому же выводу приводит анализ достижений конкретных биологических дисциплин.

В XX в. в существовавших ранее биологических науках были сделаны открытия большого теоретического и практического значения, свидетельствующие о качественном росте и интенсивном развитии этих наук. Крупнейшим этапом в мировой физиологии явилось открытие в начале XX в. И. П. Павловым условных рефлексов и создание им на этой основе объективного метода изучения высшей нервной деятельности. Разработка представлений о соотношении коры и подкорковых центров, о единстве процессов возбуждения и торможения, о функциях вегетативной нервной системы, открытие медиаторов, раскрытие физиологических и биохимических основ мышечного сокращения и установление энергетического единства двигательной функции вообще, выделение и синтез ферментов, гормонов, витаминов и других биологически активных веществ заложили фундамент современной физиологии. Не меньшее значение имели и достижения физиологии растений, особенно изучение химизма фотосинтеза, участвующих в нем пигментов и прежде всего хлорофилла, который удалось искусственно синтезировать; исследование физиологии роста и развития, создание теории иммунитета растений и т. д.

Следует отметить, что под влиянием успехов исследований на молекулярном уровне традиционные описательные дисциплины испытали преобразование, наполнившись новым содержанием. В результате между старыми и новыми науками начался процесс взаимопроникновения. Таковы, например, взаимоотношения морфологии с биохимией.

Открытие морфологами с помощью электронного микроскопа мембранной организации многих важнейших компонентов клетки, обнаружение в цитоплазме разветвленной сети субмикроскопических канальцев, данные о структурной взаимосвязи субклеточных частиц — все это вело к мысли о возможной роли этих систем как морфологической основы деятельности клетки. Параллельно успехи биохимических исследований, в частности, разработка методов фракционирования различных субклеточных частиц, позволили связать с ними те или иные стороны обменных процессов. В результате благодаря сопоставлению данных электронно-микроскопического анализа с данными об обменных процессах совершился переход к качественно новому уровню исследований, когда биохимик уже не может не учитывать субмикроскопическую организацию, а морфолог оказывается в состоянии оперировать данными биохимии, выявляя не только общее функциональное, но и конкретное биохимическое значение тех или иных ультраструктур. Наступил момент, когда синтез данных ультраструктурного анализа, с одной стороны, и биохимических — с другой, стал проводить один и тот же исследователь и нередко на одном и том же препарате. В итоге морфологические, биохимические и физиологические проблемы объединились столь тесно, что их стало невозможно изучать отдельно друг от друга.

Рассмотренные примеры взаимодействия конкретных биологических наук достаточно убедительно отражают общую тенденцию последнего времени — стремление к фронтальному изучению явлений жизни на всех уровнях организации. Говоря о клетке как арене действия всех функциональных процессов организма, Г. М. Франк отмечал, что «решающие успехи в биологической науке, если речь идет о физике и химии живого, не могут быть достигнуты лишь рассмотрением молекулярных явлений, а требуют проекции и на следующие, более сложные этажи организации и системы явлений. Сейчас вряд ли нужно спорить о примате того или иного подхода. Не вызывает сомнений, что решающие результаты будут получены не в области молекулярно-биологических или, наоборот, цитохимических или цитологических исследований, в узком смысле слова, но лишь при широком сочетании обоих подходов и создании комплексных представлений о закономерностях жизнедеятельности клетки с обязательным рассмотрением химических и физических сторон явлений»<sup>1</sup>.

Успехи биологии в XX в. в большой мере связаны с широким применением экспериментального метода и распространением метода моделирования. Именно в XX в. в наиболее полном виде раскрылись его богатые познавательные возможности. Как и в случае с классическими биологическими науками, распространение экспериментального метода не означало, однако, что старые методы — описательный, сравнительный и исторический — изжили себя и перестали служить научному исследованию. Как свидетельствует развитие биологии в нашем столетии, наиболее крупные обобщения явились результатом синтеза данных, полученных разными методами или на основе их сочетания. Более того, тра-

<sup>1</sup> Структура и функция клетки. М., «Мир», 1964, стр. 6.

диционные методы исследования продолжают успешно «работать» в наши дни и в чистом виде. Так, несмотря на зрелость систематики, до сих пор не закончена «инвентаризация» животного и растительного мира. Об этом свидетельствуют ежегодно появляющиеся описания десятков новых видов среди самых различных систематических групп и даже среди позвоночных. В некоторых разделах биологии применение экспериментального метода вообще невозможно. Это относится, например, к палеонтологии и проблеме поиска внеземных форм жизни. Основное значение здесь имеют описательный и сравнительный методы.

Наряду с дифференциацией для биологии XX в. характерна все усиливающаяся интеграция существующих отраслей и направлений, проявляющаяся в возникновении комплексных, «синтетических» дисциплин и областей исследований. Процесс объединения биологических знаний достигается также созданием новых дисциплин, занимающихся изучением живого с наиболее общих позиций (теория систем, биокибернетика и т. п.). Более того, процесс интеграции с его масштабами и глубиной развития — отличительная черта биологии XX в. У него есть и еще одна характерная особенность: если дифференциация осуществлялась под воздействием внутренних потребностей развития самой науки и всей совокупности детерминирующих это развитие внешних факторов общественного порядка, т. е. в этом смысле шла стихийно, то процесс интеграции носит в значительной мере осознанный характер, приобретая значение важного методологического принципа. В этом смысле интеграция уже начинает активно воздействовать на характер дифференциации, в известной мере подчиняя ее своей стратегии. Интеграция связана с растущим пониманием целостности изучаемых объектов и процессов, со стремлением познать тот или иной феномен в его динамике, развитии — от зарождения до исчезновения.

Одним из проявлений процесса интеграции является возникновение новых отраслей знания, стоящих на стыках разных, часто далеких друг от друга наук. Так, на границах биологии, с одной стороны, физики и химии — с другой, зародились биохимия, биофизика, геохимия, радиобиология, космическая биология. Классическим примером союза столь далеких отраслей, как биология и техника, стала бионика — наука, использующая принципы организации и функционирования живых организмов для усовершенствования технических устройств, создания новых типов приборов, автоматов и систем управления. На стыках биологии с медициной возникли паразитология, гельминтология, патоанатомия, фитопатология, медицинская энтомология. Примером новой быстро развивающейся дисциплины, возникшей благодаря контакту самих биологических наук, может служить этология, изучающая закономерности поведения животных. Основными истоками ее формирования стали экология, зоопсихология и физиология высшей нервной деятельности.

Если проанализировать тенденцию, ведущую от дифференциации к интеграции, то в развитии многих наук, ставших детищем XX в., можно обнаружить следующую общую закономерность. Процесс формирования основ новой теории, выработки ее особого языка и кристаллизации соответствующих понятий на первом этапе неизбежно требует от возникающего научного направления самоизоляции от других, даже родственных дисциплин и направлений. В этих условиях происходит консолидация положений новой науки, их превращение в замкнутую логическую систему. По мере ее внутреннего развития начинает ощущаться узость прежних подходов, которая легко обнаруживается при ретроспективном взгляде



де. Начинаются поиски контактов с родственными течениями и заимствование от них сначала элементов, способных более или менее естественно войти в данную систему, а затем таких, которые могут быть объединены с ней после заполнения эмпирическим материалом некоторых, ставших теперь явными, пограничных зон. Обнаружение и заполнение пробелов, существующих на стыках близких наук, становится на этом этапе главной задачей научных направлений, ищущих контакта друг с другом. В итоге они вступают в период взаимной ассимиляции идей и методов.

Такова история генетики, экологии, этологии, биологии развития.

Интеграции биологических знаний в большей мере способствовало широкое проникновение в биологию математики и кибернетики. Она коснулась прежде всего отраслей, изучающих высшие (надорганизменные) уровни организации жизни. Достаточно вспомнить, например, математические модели борьбы за существование (А. Лотка, В. Вольтерра, Г. Ф. Гаузе, А. Н. Колмогоров и др.), способствовавшие пониманию единства пространственно-временной организации, адаптации и эволюции живого. Потребности создания синтетической картины живой природы определили быстрое развитие экологии, биоценологии, учения о биосфере. Оно стимулировалось также запросами практики — сельскохозяйственного производства, различных видов промысла, лесоводства и т. д. Прогрессу указанных наук способствовала еще одна мощная причина — прогрессирующее ухудшение состояния окружающей среды и обеднение природных комплексов, принявшие в XX в. угрожающие масштабы. В итоге комплекс экологических наук в широком понимании этого термина стал по своей значимости после молекулярных отраслей как бы вторым полюсом современной биологии, концентрирующим вокруг себя наибольшие усилия исследователей.

К числу важнейших достижений экологии следует отнести учение о биотическом потенциале и причинах динамики численности животных, разработку системы жизненных форм животных и растений, учение о природной очаговости трансмиссивных болезней и паразитоценозах, исследование биологических ритмов (в том числе «биологических часов»), раскрытие механизмов внутрипопуляционного гомеостаза, создание концепции биогеоценоза (экосистемы) и экологической сукцессии, разработку методов оценки биологической продуктивности экосистем и определение продуктивности для различных биогеографических комплексов. Современные экологические исследования все больше ориентируются на раскрытие энергетических основ жизни биотических сообществ, их адаптивных особенностей и продуктивности в различных условиях. Экология стала ведущей научной основой охраны живой природы и реконструкции окружающей среды.

Крупным событием в биологии XX в. явилось раскрытие биологической роли популяций как формы существования и эволюции вида и обнаружение их сложного строения. К популяционной проблематике обратились биологи самых различных специальностей. На основе синтеза полученных ими данных стало формироваться учение о популяции как системе, интегрирующей определенные морфологические, генетические, физиологические, экологические и этологические свойства входящих в нее особей, связанных пространственно-временными отношениями. Будучи типичной междисциплинарной комплексной отраслью биологии, учение о популяции дает наиболее яркое представление о системном единстве биологических явлений и изучающих их наук.

К 30-м — началу 40-х годов относится становление современной этологии. Был осуществлен синтез различных данных об отдельных сторонах поведения животных в научную теорию целостного поведения. Это оказалось возможным благодаря расчленению сложных континуумов поведения на врожденные и приобретенные компоненты и их объективному сравнительному анализу. Выявление стабильных звеньев поведения и их «гомологизация» вооружили исследователей тем методом, который позволил подойти к разгадке путей эволюции поведения и закономерностей его преобразования в филогенезе. Изучение поведения как одного из факторов изоляции стало неотъемлемой частью эволюционной теории. Дальнейшие успехи этологии связаны с изучением структуры инстинктов, формирования приобретенных компонентов поведения, с классификацией сообществ животных и т. д. Результаты исследования состава сообществ и существующих между их членами иерархических отношений начали учитывать при групповом содержании сельскохозяйственных животных, а также в селекции.

Обращение к всестороннему изучению биосферы связано прежде всего с заботой о современном состоянии и будущем человечества. Количественный и качественный ущерб, наносимый человеком биосфере (снижение плодородия почв, сокращение запасов пресной воды, разрушение растительного покрова, истребление многих видов растений и животных, загрязнение промышленными отходами, пестицидами, моющими средствами, повышение содержания в атмосфере углекислого газа и т. п.), не только существенно снизил продукцию органического вещества на Земле, но и нарушил биохимическое равновесие в атмосфере и гидросфере. Быстрый рост населения земного шара (удвоение за последние 35 лет) и стремительный темп научно-технической революции поставили на повестку дня вопрос о границах биологической производительности биосферы. При современных способах ведения хозяйства и сохранении тех же темпов роста населения через 100—200 лет значительной части человечества не хватило бы не только пищи, но и кислорода. Проблема повышения биологической производительности биосферы решается в наши дни путем охраны природы и рационализации биохимической работы природных и искусственных биогеоценозов (агробиеоценозов). Последняя может быть достигнута посредством увеличения плотности зеленого покрова Земли и доли участия в нем растений с высоким коэффициентом полезного действия фотосинтеза, а также интенсификацией биологических круговоротов. Ответственные задачи встают в связи с этим перед селекцией растений и культивируемых микроорганизмов. Наблюдается «экологизация» многих биологических наук. Разработка новых научных методов, направленных на сохранение биосферы, координируется международной программой «Человек и биосфера» (1970).

Учение о биосфере было разработано в основном В. И. Вернадским, который называл биосферой всю совокупность организмов, населяющих Землю (вместе с соответствующим пространством) и использующих энергию Солнца для вовлечения неорганического вещества в непрерывный круговорот. Уже в 20-е годы В. И. Вернадский выдвинул идею о биосфере как сложной системе связанных между собой крупных биологических комплексов (биомов). Он показал, что биосфера является сложившейся на протяжении длительного времени высшей интегральной системой, охватывающей не только все формы организации живого, но и включающей в себя тесное взаимодействие с химическими и геологическими процессами, протекающими на нашей планете.

В. И. Вернадский полагал, что на смену биосфере приходит сфера разума, или ноосфера (по терминологии Э. Леруа и П. Тейара де Шардена). В настоящее время мы как раз оказываемся на пороге революционного переворота, связанного с переходом от эволюции, управляемой стихийными биологическими факторами, к эволюции, управляемой человеческим сознанием. Весь ход развития биологии в XX в. и опыт хозяйственной деятельности человечества все более убеждают в необходимости не только сохранения биосферы, но поддержания между биосферой и обществом гармонических отношений. Еще Ф. Энгельс отмечал, что мы не властвуем над природой, а «...наоборот, нашей плотью, кровью и мозгом принадлежим ей и находимся внутри нее...»<sup>1</sup>.

Отсюда становится понятным, что жизненные интересы человечества требуют всяческого содействия развитию биосферы. Перед наукой встает грандиозная задача — разработка методов и способов сознательного регулирования обмена веществ между человечеством и биосферой, органическое включение его деятельности в биотический круговорот планеты. Впервые в истории критерием ценности нововведений науки и техники должны стать не только их непосредственная польза и экономичность, но и совместимость с прогрессом жизни. Реализация этой задачи составит предмет комплексной науки принципиально нового типа — ноогеники (М. М. Камшилов, 1970), призванной планировать настоящее во имя лучшего будущего. Естественно, что создание такой науки и реализация ее рекомендаций в практике производственной деятельности возможны только на путях социального и научно-технического прогресса, лишь в условиях социалистического общества.

К одной из самых молодых синтетических дисциплин, сформировавшейся только к середине XX в., относится биология развития. Она родилась на стыках биохимии, цитологии, генетики, эмбриологии и экспериментальной морфологии (механики развития). Биология развития занимается комплексным исследованием на уровнях организации от молекулярного до организменного таких сторон процесса развития, как биосинтез, регуляторные механизмы развития, в том числе реализация генетической информации, клеточная, эмбриональная и тканевая дифференцировки, органогенез и рост, регенерация и т. п. В рамках этой дисциплины традиционная эмбриология сохранила свою автономию, но обогатилась новым содержанием. Одним из условий и важнейшей предпосылкой становления биологии развития на основе синтеза ранее разрозненных областей исследования явилось возникновение и развитие молекулярной биологии. Несмотря на достигнутые в короткий срок успехи в понимании движущих сил индивидуального развития, мы еще далеки от полной расшифровки механизмов биосинтеза, не говоря уже о раскрытии взаимосвязей между генетической организацией и явлениями, происходящими на клеточном и организменном уровнях. Стало ясно также, что разгадка тайн биосинтеза еще не решает проблемы индивидуального развития в целом, поскольку свойства и признаки многоклеточного организма не могут быть сведены к особенностям его белков. Перед биологией развития со всей остротой стоит проблема механизмов дифференцировки, выражающейся в характерных перемещениях клеток, образовании различных тканей и органов и установлении сложных функциональных связей между составляющими их качественно различными клетками. Решение проблемы дифференцировки, а также интеграции дифференцирующихся тканей и органов в це-

<sup>1</sup> К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 496.

лостный организм и создание на этой основе единой теории онтогенеза оказало бы революционизирующее воздействие на многие разделы биологии, сельскохозяйственной и медицинской практики.

В кратком перечне самых важных завоеваний биологии XX в. нельзя не упомянуть о принципиальном решении проблемы происхождения жизни. Установление губительного действия космических лучей на все живое, по-видимому, окончательно доказало невозможность переноса жизни на Землю с других небесных тел (панспермия). С победой исторического взгляда на живую природу стало особенно очевидным, что возникновение жизни на Земле явилось закономерным результатом эволюции материи (абиогенез). Наибольшее признание получила теория происхождения жизни А. И. Опарина, выдержавшая все испытания на протяжении полувека. Достоверность этой теории опирается на возможность экспериментального воспроизведения большинства содержащихся в ней выводов или их логического сопоставления с поддающимися проверке гипотезами. За последние 10—15 лет, используя энергию электрического разряда и различных излучений, удалось искусственно синтезировать аминокислоты и многие высокомолекулярные пептиды в отсутствие нуклеопротеинового кода и добиться их полимеризации. Существующие между учеными разногласия по проблеме происхождения жизни касаются в настоящее время главным образом особенностей отдельных стадий ее становления и их последовательности. Этап зарождения жизни, связанный с возникновением механизма точного самовоспроизведения ее первоначальных носителей и переходом от чисто биохимических закономерностей эволюции к биологическим, остается наименее изученным. Основная трудность теории состоит в том, что для самовоспроизведения нуклеиновых кислот нужны ферментные белки, а для синтеза белков — нуклеиновые кислоты. Важнейший вопрос сводится к выяснению того, как произошло объединение этих классов биополимеров в единую систему. Проблема происхождения жизни, несмотря на ее самостоятельное значение, остается частью наиболее общей и кардинальной биологической проблемы — сущности жизни и эволюции органического мира.

Самым грандиозным синтезом в биологии, имевшим первостепенное значение для ее интеграции и плодотворного развития, было создание эволюционной теории. В XX в. она получила дальнейшее развитие. Важнейшее значение при этом имело объединение генетики и теории естественного отбора, решающий шаг к которому был сделан С. С. Четвериковым в 1926 г. Этот процесс получил новый стимул в 30—40-х годах, когда началось формирование так называемой синтетической теории эволюции. Это название, прочно утвердившееся в литературе, не вполне удачно. Дело в том, что при таком названии эта теория как бы противопоставляется теории Ч. Дарвина. Возникновение и развитие теории эволюции означало торжество принципов дарвинизма, поскольку ее фундамент составило учение о естественном отборе как главном движущем и интегрирующем факторе эволюции. В качестве субстрата и элементарной единицы эволюции стали рассматривать не индивид, а популяцию. Некоторые биологи (Э. Майр) считают это открытие крупнейшей революцией в биологии XX в. Благодаря изучению генетического состава популяций удалось вскрыть основные закономерности начальных этапов эволюции (микроэволюции). Ценнейшим вкладом явилось открытие И. И. Шмальгаузенем новой интегрирующей формы отбора — стабилизирующего отбора. Шмальгаузен осуществил также анализ взаимодействия всех уровней организации живого — от молекулярно-генетического до

биоценотического и впервые предпринял успешную попытку применить к изучению закономерностей эволюции принципы кибернетики.

Несмотря на солидную обоснованность теории эволюции и ее самое широкое признание, в биологии до сих пор сохраняются различные антидарвинистские концепции (типогенез, неоламаркизм, неонотогенез, финализм, сальтационизм и т. д.). В самое последнее время возникла гипотеза «нейтральной» генетической эволюции.

Объективная потребность в синтезе биологических знаний и конструировании целостной картины живой природы поставила в качестве одной из актуальных задач создание теоретической биологии, имеющей целью познание самых фундаментальных и общих принципов, законов и свойств, лежащих в основе живой материи. Создание теоретической биологии диктуется и необходимостью упорядочения и осмысления лавины новых фактических данных, потребностью в прогнозировании научных исследований. Только тогда, когда наука становится в полном смысле слова теоретической, ее связи с эмпирическими данными становятся по-настоящему глубокими и появляется возможность за счет внутреннего развития самих теоретических положений сократить путь к новому знанию. Возникают условия для аксиоматических построений. Уровень абстракции, которого достигла теория, может служить, как известно, одним из показателей зрелости самой науки.

Основные принципы теоретической биологии были заложены в 30-е годы XX в. работой Э. С. Бауэра (1935). В дальнейшем они получили развитие в творчестве Э. Шредингера, Л. Бергаланфи, К. Х. Уоддингтона, И. И. Шмальгаузена, определив солидный теоретический «задел» современной биологии.

Создатели теоретической биологии с самого начала придерживались различных взглядов по вопросу о том, какой она должна быть. Широкую известность получил выдвинутый Э. С. Бауэром (1935) и А. Г. Гурвичем (1927, 1945) принцип устойчивой неравновесности живых систем. Бауэр использовал его для характеристики всех жизненных явлений. Л. Бергаланфи (1932) рассматривал биологические объекты как открытые системы, находящиеся в состоянии динамического равновесия. Предложенный им метод анализа открытых систем дал возможность широко использовать в биологии идеи термодинамики, кибернетики и физической химии. Э. Шредингер (1945) мыслил создание теоретической биологии по образцу теоретической физики. Относительно характера теоретической биологии мнения ученых резко расходятся и в настоящее время. Б. Л. Астауров (1970) и М. Эйген (1971), следуя за Шредингером, отстаивают представление о биологии по аналогии с теоретической физикой; С. Лем (1968) — кибернетическую интерпретацию в сочетании с аксиологическим подходом; А. А. Малиновский (1960 и позднее) кладет в основу теоретической биологии прежде всего математические и системно-структурные методы. В связи с комплексностью, многоплановостью и чрезвычайной сложностью задачи построения общей теории биологии она пока еще далека от своей реализации. Создание такой теории остается одной из важнейших задач современной науки.

На протяжении последних 20 лет было положено начало специфическим методам анализа безотносительно к генезису изучаемых явлений и теории биологической организации, исследующей пространственные и временные отношения в биологических системах и опирающейся на системно-структурные методы исследования. Главной причиной возникновения этих методов явилось осознание недостаточности чисто эволюционно-

го подхода для оценки многих биологических явлений. Их применение оправдано тем фактом фундаментального значения, что основным биологическим принципом является организация и что две определенным образом составленные системы образуют новую систему, свойства которой не аддитивны свойствам ее составляющих.

Системно-структурные методы исследования существенно дополнили принцип эволюционного развития.

Впервые принципы системного подхода к биологическим явлениям применил А. А. Богданов (1913), в полном же виде они были разработаны Берталанфи (1949—1968). Наибольшее распространение эти принципы получили в экологии (В. И. Вернадский, В. Н. Сукачев) и в изучении высшей нервной деятельности (П. К. Анохин, Н. А. Бернштейн). В последнее время стали интенсивно разрабатывать вопрос об основных движущих силах явлений и типах взаимодействий. А. А. Малиновский (1968, 1969) предложил классификацию общих принципов структурной организации живых систем.

Общебиологическая концепция организации и системно-структурные методы исследования несут интегративную функцию. Отсюда совершенно ясно их огромное методологическое значение для современной биологии. Естественно поставить вопрос об их отношении к диалектико-материалистическому методу как самому общему инструменту научного познания. Объективный анализ развития науки в XX в. показывает, что само возникновение системных методов исследования связано с прямым или косвенным воздействием идеи материалистической диалектики, с сознательным или бессознательным проявлением диалектического подхода к познанию жизненных явлений. Положения и понятия системного подхода оказываются всего лишь одной из форм конкретизации принципов материалистической диалектики применительно к биологии, а их проникновение в эту отрасль естествознания знаменует все усиливающийся объективный процесс диалектико-материалистической интерпретации биологических явлений. Системный подход можно рассматривать как общее методологическое направление исследования, включающее изучение живых систем в аспекте взаимодействия целого и частей. Примером такого понимания может служить концепция структурных уровней живой природы, ставшая одним из устоев современной теоретической биологии.

Возникновение понятия о структурных уровнях относится к 20-м годам (Г. Ч. Браун, Р. В. Селларс). Затем эта идея развивалась в рамках идеалистических организмических концепций (эммерджентной эволюции, холизма, органицизма, индетерминизма и др.), на основе критического переосмысливания которых в середине 40-х годов оформилась теория интегративных уровней организации (Р. Джерард, А. Эмерсон, Н. П. Наумов). В 1945 г. она была четко изложена А. Б. Новиковым (США). В СССР ее начали разрабатывать с конца 50-х годов (В. И. Кременский, К. М. Хайлов и др.).

В современной теоретической биологии большинство исследователей выделяет пять основных уровней организации: молекулярно-генетический, клеточный, онтогенетический (организменный), популяционно-видовой и биогеоценологический, или биосферный. На молекулярно-генетическом уровне происходит репродукция в неизменном или измененном виде молекулярных структур, ответственных за жизненные процессы, в которых закодирована генетическая информация, — в первую очередь нуклеиновых кислот и белков. Этим обеспечивается передача наследственной информации от поколения к поколению, почему указанный уровень должен счи-



таться элементарной основой эволюции. На клеточном уровне происходит пространственное разграничение и упорядочение процессов жизнедеятельности благодаря разделению функций между специфическими структурами. На онтогенетическом уровне осуществляется декодирование и реализация генетической информации, завершающиеся в конце концов становлением дефинитивной организации; при этом возникают фенотипические признаки, служащие материалом для естественного отбора. На этом уровне создаются особенности как структурные, изучаемые макро- и микроморфологией, так и функциональные, изучение которых составляет предмет физиологии, биофизики и биохимии. На популяционно-видовом уровне изменения, возникающие на первых трех уровнях, приводят к настоящим эволюционным преобразованиям (микроэволюция) за счет выработки новой адаптивной нормы и связанного с ней процесса видообразования. На биогеоценотическом уровне протекают веществонно-энергетические круговороты, вызванные жизнедеятельностью организмов и образующие в сумме большой биосферный круговорот. «Живое вещество» представлено на этом уровне сложными комплексами самых различных организмов (биоценозами), находящимися в состоянии подвижного равновесия по отношению друг к другу и к абиотическим условиям среды.

Установлено, что каждому уровню организации присущи особые способы взаимодействия между специфическими для данного уровня единицами. С переходом к вышележащим уровням механизмы взаимодействия, свойственные нижележащим уровням, могут сохранять свое функциональное значение, но ведущую роль приобретают новые типы взаимодействий, по отношению к которым первые находятся в подчиненном положении. Соотношение между взаимодействиями, существующими на разных уровнях, отвечает, следовательно, принципам иерархической системы. Во взаимодействиях между все более увеличивающимися в размерах и усложняющимися единицами последовательных уровней все большее значение приобретают поверхность единиц и их периферические структуры, а сами взаимодействия овладевают большим числом степеней свободы.

Системность организации в биологии перестала быть абстрактным методологическим принципом и служит теперь объектом конкретных биологических исследований. Тем самым выявление системной организации превратилось в мощный фактор интеграции биологических наук. Яркий пример в познании интеграции низших уровней организации — исследование системы «ген — рибосома», осуществляющей биосинтез на основе декодирования генетической информации. В этой системе совершается переход от молекулярных структур к субклеточным и от их образования путем редупликации к сборке из набора компонентов. Сборку биологически активных субчастиц рибосом бактерий удалось осуществить экспериментально (П. Трауб, М. Номура, 1968; Х. Марута и др., 1971). Можно с уверенностью сказать, что расшифровка процесса биосинтеза, совершающегося на рибосомах, была бы невозможной без органической кооперации усилий генетиков, биохимиков, биофизиков, микробиологов, вирусологов, цитологов и представителей некоторых других биологических наук. Какие типы взаимодействий характерны для «ретрансляции» генетической информации на клеточном и организменном уровнях — область еще почти не изученная. Она составляет часть общей задачи всей биологии — познания механизмов интеграции биологических систем всех уровней организации и создания на этой основе всеобъемлющей концепции жизни.



Теория организации и системно-структурные принципы исследования оказались способными решать эвристические задачи. Благодаря их применению исследователь получает возможность находить нужные рабочие гипотезы и заранее планировать определенную стратегию научного поиска, производя отбор наиболее существенных фактов из потока экспериментальных данных, и в конечном счете предвидеть общий характер и значение изучаемых явлений.

Основное значение системного подхода для теоретической биологии состояло в том, что он содействовал началу критического пересмотра моноцентрической концепции жизни (организмоцентризма, а теперь и видоцентризма) и открыл пути к полицентрическому мышлению, при котором все системы живой природы — суборганизменные структуры, организмы, виды, сообщества, экосистемы — рассматриваются как ее равнозначные элементы. Это и создало возможность синтеза знаний об уровнях биологической реальности, лежащих ниже вида (модель эволюционной теории и классической и молекулярной биологии) и выше его (модель экологических дисциплин). Объединение обеих моделей — дело будущего.

Как уже было сказано выше, прогресс многих биологических наук, особенно за последнюю четверть века, в значительной степени связан с широким использованием математических методов и обращением к принципам кибернетики.

Попытки найти общие принципы строения биологических систем, управляющих развитием организмов, предпринимались уже в начале XX в. Н. А. Белов (1914, 1924) первым высказал идею, что основным типом взаимоотношений в организме является то, что теперь называют отрицательной обратной связью. Экспериментальное обоснование этого принципа взаимодействия применительно к биологическим системам дал в 30-х годах М. М. Завадовский, назвав его «плюс-минус взаимодействием». Затем он показал, что в процессах онтогенетической дифференциации основную роль играют положительные обратные связи. Систематическое применение принципа обратной связи к биологическим системам началось после создания основ кибернетики Н. Винером (1948). Оно привело к выяснению основных характеристик регуляторных биологических систем, раскрытию конкретных структурных основ реализации обратных связей и обеспечения надежности передачи информации. Биокрибернетический подход оказался плодотворным в исследовании процессов, протекающих на всех уровнях организации. С его помощью особенно успешно стали изучать процессы жизнедеятельности клеток, морфогенез, работу мозга и органов чувств, регуляцию функциональных процессов, изменения генетической структуры популяций, экологические проблемы, коммуникацию между животными. Универсальное значение для биологии приобрел метод математического моделирования. Построение математических моделей на основе самых существенных связей между анализируемыми явлениями играет незаменимую роль во всех случаях, когда невозможно или трудно поставить эксперимент непосредственно на изучаемом объекте. Применение математических методов в биологии связано с использованием ЭВМ, позволяющих благодаря скорости совершаемых ими операций не только анализировать результаты эксперимента, но и изменять его направление согласно заданной программе.

Внушительные успехи биологии XX столетия, стремительное ускорение темпов ее развития, колоссальное увеличение объема информации, удваивающейся каждые пять лет, при ретроспективном взгляде могут по-

родить впечатление, будто в наш век ее движение освободилось от прежних блужданий и зигзагов и приобрело исключительно прямолинейный характер. Но такая точка зрения ошибочна. В силу специфики процесса познания развитие биологии, как и любой другой отрасли естествознания, и в XX в. продолжает оставаться чрезвычайно сложным и внутренне противоречивым процессом, которому не чужды временные остановки, задержки и заблуждения. Как справедливо отмечал на XIII Международном конгрессе по истории науки французский историк биологии Ж. Кангилем, «история науки должна была бы обратить наше внимание на тот факт, что научные открытия в определенной системе знаний и ввиду имеющейся возможности превращения их в идеологию способны играть роль преграды для теоретических исследований в другой системе. Но случается также, что эти теоретические исследования вначале и особенно в тех областях, где не сразу можно получить экспериментальные доказательства, сами претендуют на роль идеологии»<sup>1</sup>.

Наиболее яркой иллюстрацией этого положения может служить история взаимоотношений между менделизмом и дарвинизмом. Первоначально законы Менделя, выведенные, исходя из допущения константности наследственных факторов, и возникшая на их основе хромосомная теория наследственности представлялись дарвинистам либо ошибочными, либо сугубо частными явлениями. Они были склонны усматривать в них возрождение старого фиксизма, принявшего теперь новую форму. В свою очередь многие генетики в начальном периоде развития этой науки отвергали дарвинизм, материалистическую теорию эволюции. Обе концепции, казалось, призванные дополнить друг друга, определенным образом оказывали взаимное тормозящее влияние. И лишь спустя более чем четверть века после переоткрытия законов Менделя постепенно начался плодотворный процесс их синтеза.

В силу неравномерности развития разных отраслей биологии и их неодинакового возраста, в силу различной степени сложности тех или иных биологических проблем они находятся в наши дни на разных фазах своей зрелости. «В то время как в области явлений наследственности (точнее в том ее разделе, который касается процессов наследственной передачи) и в области явлений филогенеза, — отмечал Б. Л. Астауров, — мы обладаем столь разработанными теориями, как хромосомная теория наследственности и эволюционная теория видообразования посредством естественного отбора, в области учения о клетке мы располагаем лишь рядом более или менее широких, но разрозненных обобщений, которые можно назвать клеточной теорией только с большими оговорками, а в области биологии развития мы бродим пока в совершенных потемках среди невообразимого множества известных фактов, частных закономерностей и построенных для них дробных объяснений, не обладая здесь светочем какой-либо достаточно общей теории и все еще взирая на развитие цыпленка в яйце как на подлинное чудо»<sup>2</sup>.

В заключение краткой характеристики основных черт развития биологии в XX в. следует отметить все увеличивающиеся масштабы применения ее результатов на практике — в сельском хозяйстве, промышленности, медицине, в реконструкции окружающей среды. Важное практиче-

<sup>1</sup> Доклад на Пленарном заседании XIII Международного конгресса по истории науки, прочитанный 18 августа 1971 г. М., изд. ИИЕиТ.

<sup>2</sup> Б. Л. Астауров. Теоретическая биология и некоторые ее очередные задачи. — Вопросы философии, 1972, № 2, 67.

ское значение получили, например, учение о центрах происхождения культурных растений, разработанное Н. И. Вавиловым, учение о трансмиссивных заболеваниях и природной очаговости, созданное Е. Н. Павловским, исследования Б. Л. Астаурова по управлению полом у шелкопряда и т. д. Успешно используются новые методы селекции растений (полиплоидия, гетерозис) и микроорганизмов (искусственный мутагенез, ретроингибирование); биосинтетическая и трансформирующая деятельность последних послужила основой для создания ряда отраслей микробиологической промышленности (производство белков, аминокислот, витаминов, гиббереллинов, антибиотиков, ферментов и других биологически активных веществ). Микроорганизмы привлечены теперь к разработке рудных месторождений, к промышленной фиксации атмосферного азота. Данные молекулярной генетики используются при создании медикаментов, применяемых для профилактики и лечения новообразований, лейкозов, вирусных инфекций, лучевых поражений, при изыскании новых мутагенов и т. д. Все большее применение получает метод биологической (в том числе генетической) борьбы с вредными видами. Принципы построения и функционирования биологических систем стали использовать в технике (бионика). Обращает на себя внимание тот факт, что практическим потребностям служат не только фундаментальные биологические науки. Под влиянием запросов практики в рамках биологии возник ряд дисциплин прикладного характера (техническая биохимия, сельскохозяйственная и техническая микробиология и др.), продолжающих развиваться в непосредственной связи с породившими их отраслями производства или медициной. Однако само их существование и наибольшая практическая отдача связаны с развитием фундаментальных биологических наук.

Анализ развития биологии в XX в. и достигнутый уровень разработки ее проблем показывают, что она стоит на пороге новых великих открытий, значение которых для человеческого общества будет не меньшим, если не большим, чем сделанных в области физики атомного ядра. Переход к этому качественно новому этапу в познании живой природы составляет содержание революционного переворота в биологии, начавшегося в последние десятилетия и получающего все больший размах в наши дни.

# **Часть I. ИЗУЧЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ, РАСТЕНИЙ И МИКРООРГАНИЗМОВ. РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ЭКОСИСТЕМАХ**

## **Глава 1. ЗООЛОГИЯ<sup>1</sup>**

Современная зоология — это обширный комплекс научных дисциплин, посвященных всестороннему изучению животных. Исследования более общего характера относятся к проблемам эволюционной морфологии и систематики животных, зоогеографии суши и Мирового океана, экологии. Самостоятельное значение приобрели такие разделы науки о животных, как паразитология, тесно связанная с медико-ветеринарными исследованиями, изучение водных животных (гидробиология), почвенная зоология, энтомология с эколого-биологическими основами защиты растений. Общеизвестно значение зоологии для разработки теоретических основ здравоохранения, многих разделов сельского и лесного хозяйства.

XX в. ознаменовался в зоологии сенсационным открытием — находкой живой кистеперой рыбы — латимерии (1938), подтвердившей существование переходного звена между рыбами и земноводными. Международный зоологический конгресс в Лондоне (1958) отнес также к центральным событиям в зоологии изучение моллюска *Neopilina* и обоснование нового типа погонофор.

Теоретическую основу зоологии XX в. составляют принципы, заложенные в «Происхождении видов» Ч. Дарвина и развитые в «Морфологических закономерностях эволюции» А. Н. Северцова (1931; на русском языке — 1939), в работах по систематике животных Э. Майра, в трудах по эволюционной теории И. И. Шмальгаузена. Крупными теоретическими обобщениями XX в. являются также сформулированные В. А. Догелем принципы олигомеризации у Metazoa и полимеризации у Protozoa.

Следует учитывать еще одно важное направление зоологии. В XX в. в связи с интенсивным промышленным развитием и сильно возросшим антропогенным воздействием на природные комплексы приобрела особую остроту проблема охраны природы, в том числе ее наиболее уязвимого

<sup>1</sup> В подготовке материала для настоящей главы принимали участие сотрудники Зоологического института Академии наук СССР: И. М. Громов, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, Г. У. Линдберг, И. М. Лихарев, А. С. Мончадский, Я. И. Старобогатов, А. А. Стрелков, В. А. Тавровский, М. Е. Тер-Минасян, А. А. Штакельберг, К. А. Юдин.

**АНДРЕЙ ПЕТРОВИЧ  
СЕМЕНОВ-ТЯН-ШАНСКИЙ<sup>1</sup>**  
(1866—1942)



компонента — фаунистических ресурсов. Соответственно этому, зоологические исследования, особенно последнего времени, в значительной своей части строятся с учетом задач охраны природы (см. главу 27). При этом охрана животного мира не противопоставляется его хозяйственной эксплуатации, а является составной частью биологически обоснованной системы рационального использования ресурсов. Широкое развитие получили и экологические подходы к зоологическим проблемам. Был выполнен ряд экспериментальных исследований по экологии различных групп полезных и вредных животных, по пресноводным и морским экосистемам, защите растений, по изучению паразитов и переносчиков инфекций.

Зоология XX в. опирается на прочный фундамент эволюционной теории. В ней господствует исторический подход к разрешению общих вопросов, ставятся и решаются проблемы филогении.

### **Систематика, зоогеография, история фаун**

К началу XX в. зоология представляла собой весьма дифференцированную и обширную систему знаний, охватывающую как область теоретических проблем, так и обширный фактический материал по самым различным группам животного мира.

К теоретическим наукам принадлежит прежде всего систематика, основанная на глубоком изучении морфологии животных, их распространения и происхождения.

В начале XX в. возникла необходимость подведения итогов многочисленных исследований по систематике ныне живущих и ископаемых жи-

<sup>1</sup> В книге не приводятся портреты ныне здравствующих ученых.

вотных. Начинают выходить серии монографий по отдельным зоологическим группам и странам. Стимулировав дальнейшее развитие и расширение систематических исследований, они в то же время показали необходимость углубления теоретических основ систематики.

Систематики, занимающиеся более изученными группами (млекопитающие, птицы), убедились прежде всего в недостаточности типологической концепции вида; назрела необходимость создания политипической концепции, которая начала формироваться несколько позднее (А. П. Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Б. Ренш, 1938). В 30-х годах она значительно упрочилась, обогатившись разработанной генетиками и эволюционистами «биологической концепцией вида»: вид стал рассматриваться как совокупность скрещивающихся популяций. К этому времени уже стала известна нескрещиваемость между морфологически неразличимыми формами, положенная в дальнейшем в основу представления о «видах-двойниках».

С 40-х годов начинается современный период в истории зоологии, характеризующейся господством так называемой «синтетической» теории видообразования. Данные о нескрещивающихся морфологически неразличимых формах и политипическая концепция вида, объединившись с генетическими данными, положили начало концепции многомерного вида, рассматривающей вид как группу фактически или потенциально скрещивающихся популяций, которые могут отличаться друг от друга морфологически.

Особенностью развития систематики в 40—50-х годах можно считать и то, что она обогатилась методами, разработанными в других областях биологии, прежде всего в физиологии и биохимии. В качестве систематических признаков стали рассматриваться также теплоустойчивость тканей (Б. П. Ушаков, 1959) и целого организма (Ф. Фрай, 1957), особенности поведения (Ф. Рау, 1942; Г. С. Барбер, 1951), морфология хромосомного аппарата (Ф. Добжанский, 1944) и, наконец, набор белков, анализируемых электрофоретическими методами (см. обзор: Х. Маурер, 1968; и др.). Кариологические исследования применительно к таксономическим вопросам выросли в особую отрасль — кариосистематику. Применительно к некоторым группам (например, млекопитающим) кариосистематике не только удалось четко разграничить виды, но и проанализировать вопросы их происхождения.

В XX в. успешно развивается зоологическая номенклатура как вспомогательная отрасль зоологической систематики. Первые «Международные правила зоологической номенклатуры», принятые в 1905 г., непрерывно дополнялись и совершенствовались. В итоге эта работа завершилась полным пересмотром «Правил» при участии широкого коллектива зоологов-систематиков разных стран и принятием в 1958 г. «Международного кодекса зоологической номенклатуры». Принятие «Правил» и «Кодекса» не только способствовало устранению разнобоя в номенклатурной практике, но и положительно повлияло на качество работ по систематике.

В области зоогеографии были обоснованы принципиальные закономерности, связывающие распространение организмов с физико-географическими особенностями поверхности Земли, например закон провинциальности (С. С. Неустроев, 1918), закон широтной зональности (Л. С. Берг, 1931). Показано значение географических закономерностей для эволюции (А. Пикте, 1936) и созданы сводки по зоогеографии, подытожившие накопленный к этому времени материал по частным и региональным зоо-



ЛЕВ АЛЕКСАНДРОВИЧ  
ЗЕНКЕВИЧ  
(1889—1970)

географическим исследованиям. При этом были сделаны попытки ввести в зоогеографию точные количественные методы.

Важным направлением исследований была типология ареалов: введено понятие реликта, получило историческое объяснение наличие своеобразных типов разорванных ареалов — биполярного, амфибореального и амфиокеанического.

Особое внимание уделялось разработке экологических основ распространения животных, на основе которой строилась теория акклиматизации полезных видов (Л. А. Зенкевич, 1939). Торжеством этой теории явился успешный эксперимент по реконструкции фауны Каспийского моря, итоги которого были подведены лишь в последующий период (Л. А. Зенкевич<sup>1</sup> с сотр., 1945). Специальное внимание уделялось своеобразной фауне подземных вод.

Значительное развитие получила также историческая зоогеография. Основу ее составили работы по истории фауны континентов и их гидрогеографической сети, а также по истории фаун морей и крупных озер. При этом развитие фауны оз. Байкал обсуждалось на базе представлений о его современной фауне с попытками привлечения палеонтологических данных. Результатом историко-географических исследований явились работы по районированию Мирового океана и его отдельных подразделений, пелагиали моря, пресных вод и зоогеографическому делению.

На основе синтеза данных по зоогеографии кровососущих членистоногих и медицинской географии была создана в СССР важнейшая медико-биологическая теория природной очаговости трансмиссивных заболеваний (Е. Н. Павловский, 1939).

<sup>1</sup> За монографию «Биология морей СССР» (1963) Л. А. Зенкевичу была присуждена в 1965 г. Ленинская премия.



Начиная с 1940 г. значительно расширилась связь зоогеографии с теорией эволюции. Стремительное развитие получили новые отрасли, в частности геногеография. Генетический анализ популяций модельных видов позволил углубить теорию ареала и связать вопросы зоогеографии с микро- и макроэволюцией. Широким фронтом шло внедрение в зоогеографию точных математических методов (следует упомянуть, в частности, успешные опыты по применению ЭВМ для зоогеографического районирования).

Ведутся интенсивные исследования по уточнению понятия «реликт» с использованием наряду с конкретным материалом данных исторической зоогеографии. Не менее глубоко анализируются вопросы структуры ареала, его динамики и экологической обусловленности. Особое место занимает разработка вопроса о жизненной форме.

В области исторической зоогеографии центральное место занимают вопросы генезиса фаун как целых зон жизни, так и отдельных регионов. В связи с возрождением идеи континентального дрейфа к ней вновь усиливается интерес зоогеографов. Появляются интересные обобщающие исследования по истории фауны Охридского оз. (СФРЮ), Каспийского моря, оз. Ланао на Филиппинах.

Дальнейшее развитие получила ландшафтная зоогеография. В связи с сосредоточением внимания на вопросах продуктивности природных сообществ в первую очередь развивается изучение закономерностей размещения продуктивных свойств органического мира (Л. А. Зенкевич, 1951; В. Г. Богоров, 1959). Основу морских исследований в этом направлении составляет разработанное в СССР учение о подводных ландшафтах (Е. Ф. Гурьянова, 1962). Значительные успехи достигнуты также в зоогеографии паразитов, в первую очередь паразитов рыб, а также клещей.

Одна из особенностей развития зоологии в XX в. — обособление исследований отдельных групп животных и превращение этих исследований в самостоятельные дисциплины. Таковы в пределах зоологии беспозвоночных<sup>1</sup> — протистология, малакология, карцинология, энтомология, а в зоологии позвоночных — ихтиология, герпетология, орнитология и териология (маммалиология).

### Протистология

Развитию протистологии в начале XX в. способствовала большая теоретическая и практическая значимость простейших (Protozoa). Патогенное действие многих паразитических Protozoa на человека, домашних и промысловых животных побуждало ученых к изучению жизненных циклов малярийного плазмодия, кокцидий, трипаносом, лейшманий и других возбудителей. В конце XIX — начале XX в. Ф. Шаудин с сотрудниками показали наличие полового процесса у кокцидий, гемоспоридий, грегариин, фораминифер и других организмов. Широчайшее распространение малярии во всех жарких странах земного шара привело к организации специальной сети малярийных станций, созданию тропических институтов, призванных изучать как самого паразита, так и его переносчика.

В теоретическом плане простейшие привлекают внимание как персонифицированные клетки, на которых весьма удобно разрешать цитологические проблемы. Это стало возможным лишь после того, как многочисленными исследованиями была выявлена клеточная природа тела про-

<sup>1</sup> Изучение морских беспозвоночных освещено в главе 9.



ВАЛЕНТИН  
АЛЕКСАНДРОВИЧ  
ДОГЕЛЬ  
(1882—1955)

стейшего, содержащего все основные клеточные органеллы — ядро, митохондрии, аппарат Гольджи и др.

Была детально разработана кариология Protozoa. Для развития морфологии простейших крайне плодотворной оказалась высказанная в 1903—1912 гг. Н. К. Кольцовым (1936) идея о наличии в цитоплазме простейших специальной системы фибриллярных скелетных элементов. У инфузорий, наиболее сложных по морфологии одноклеточных, применение метода серебрения привело к установлению тесной коррелятивной связи в работе их ресничного аппарата, обусловленной наличием системы фибрилл, соединяющих базальные зерна ресничек. Изучались вопросы питания простейших, воздействия на них различных веществ, работа сократительных вакуолей, процесс экскреции, дыхание и другие стороны обмена веществ, а также физиология половых процессов и жизненных циклов.

С изучением морфологии были связаны и вопросы систематики Protozoa — радиоларий, паразитических жгутиконосцев из кишечника термитов, инфузорий кишечного тракта травоядных копытных и др.

В сводке В. А. Догеля «Общая протистология» (1951; Ленинская премия, 1957) нашла отражение установленная им (1929) закономерность эволюции простейших по принципу полимеризации, согласно которой по мере развития той или иной группы Protozoa наблюдается умножение числа гомологичных органоидов. Подобный путь эволюции Догель противопоставил широко проявляющейся у Metazoa олигомеризации, или уменьшению числа гомологичных структур, приводящему к прогрессивной интеграции, усилению индивидуальности и целостности организма.

Применение электронного микроскопа на протяжении последних трех десятилетий в ряде случаев в корне изменило представление о строении

одноклеточных животных. Так, изучение ультрамикроскопического строения мерцательных аппаратов привело к выводу о тождестве тончайшего строения жгутиков и ресничек, что позволяет говорить о филогенетической преемственности этих образований в пределах всего типа простейших; у многоклеточных обнаружена идентичность строения хвостов спермиев и ресничек эпителиев, что свидетельствует о единстве происхождения всех Metazoa. Электронно-микроскопическое изучение жизненных циклов простейших привело к сенсационному раскрытию природы токсоплазм: они оказались чрезвычайно похожими на кокцидий (а двуспоровая ооциста сближает их с определенным родом кокцидий — *Isospora*). Сканирующий электронный микроскоп позволил открыть новые факты, относящиеся к структуре раковин у корненожек, игл и решетчатых панцирей у радиолярий.

Протистология XX в. — это одновременно и генетика простейших. Так, у этих животных экспериментально, наряду с ядерной наследственностью, установленной путем пересадки ядер из одного организма в другой, обнаружена передача специфических наследственных свойств через цитоплазму. У инфузорий также открыта и подробно изучена полиплоидия.

Глубокое проникновение в сущность жизненных циклов простейших привело, с одной стороны, к открытию экзоэритроцитарного существования у малярийного плазмодия, с другой — позволило полностью ликвидировать малярию в Советском Союзе и ряде других стран. В жизненном цикле пироплазм не обнаружено полового процесса, что вынудило коренным образом пересмотреть взгляды на их природу и родство с другими простейшими.

В экологии простейших на первое место выдвинулось изучение их роли в процессах загрязнения и очищения пресных вод (см. главу 9).

Изучению подверглись и почвенные простейшие как экологический комплекс особого рода, существующий в промежутках между частичками почвы, заполненными капиллярной водой. Удалось, в частности, установить, что присутствие простейших в почве стимулирует азотфиксирующую деятельность почвенных микроорганизмов и способствует обогащению почвы азотом. Разработка проблемы происхождения почвенных простейших сочетается с изучением псаммофильной протозойной фауны как ниже уреза воды, так и выше (в условиях, приближающихся к почвенным), составляющей особый биоценоз — псаммон.

Наконец, в XX в. интенсивное развитие получила особая прикладная отрасль протистологии — применение фораминифер и радиолярий в качестве руководящих ископаемых при бурении нефтяных скважин (см. главу 18).

### Паразитология

В начале XX в. изучение паразитов — гельминтов, кровососущих насекомых и клещей, являющихся часто переносчиками возбудителей инфекционных заболеваний человека и сельскохозяйственных животных, окончательно приобретает самостоятельное значение и выходит за рамки чисто зоологических исследований.

В конце XIX в. впервые экспериментально была установлена роль комаров в переносе возбудителей лихорадки и малярии (Ч. Финлей, 1886; Р. Росс, 1898). К тому времени были расшифрованы жизненные циклы плазмодия малярии, ряда паразитических червей и др. Появились сводки и руководства по тропическим болезням. В первом десятилетии XX в. в США и Англии начали выходить первые паразитологические журналы,

стали создаваться соответствующие научные и научно-практические организации. Интенсивное накопление систематикофаунистических материалов и данных по биологии паразитов, кровососов и переносчиков нашло отражение в итоговых работах и сводках по сосальщикам, ленточным червям, моногенеям, нематодам и т. д.

Особенно интенсивно развивались медицинская и ветеринарная зоология и, в частности, гельминтология. С 1932 г. в США стал издаваться «Index-Catalogue of medical and veterinary zoology», охватывающий литературу по всем группам животных — вредителей здоровья человека и животных. К тому же времени относится создание специального английского гельминтологического реферативного издания — «Helminthological Abstracts».

Среди паразитических и кровососущих насекомых и клещей наиболее интенсивно исследовались комары, блохи и иксодовые клещи. В течение 1901—1910 гг. была опубликована пятитомная сводка Ф. Теобальда (1901—1910) по комарам земного шара, а в 1912—1917 гг. — аналогичная четырехтомная сводка Л. Говарда, Х. Дайера и Ф. Нэба по комарам Северной и Центральной Америки и Вест-Индии. Г. Нуталл, С. Ворбуртон и другие в 1908 г. и в последующие годы опубликовали несколько выпусков первой сводки по иксодовым клещам. Во время и после первой мировой войны исследования насекомых и клещей медико-ветеринарного значения численно значительно увеличились, особенно в английских (Индия, Африка) и французских колониях (Северная Африка, Индокитай), а также в Индонезии. В первой половине 20-х годов только по комарам, например, были опубликованы сводки для некоторых европейских (Англия, Дания, Германия, Франция, Италия) и ряда стран Африки и Азии. В 1921 г. появилась первая сводка по комарам Палеарктики. Несколько позднее исследовались другие группы эктопаразитов: краснотелковые, гамазовые и чесоточные клещи, вши, пухоеды, клопы, мошки, москиты и слепни.

В нашей стране условия для развития паразитологии как самостоятельной дисциплины появились лишь после Октябрьской революции. Резкое отставание советской паразитологии от ее развития за рубежом было ликвидировано к началу Великой Отечественной войны. Основные центры паразитологических исследований сложились в Москве и Ленинграде. Широко развивалась экспедиционная деятельность.

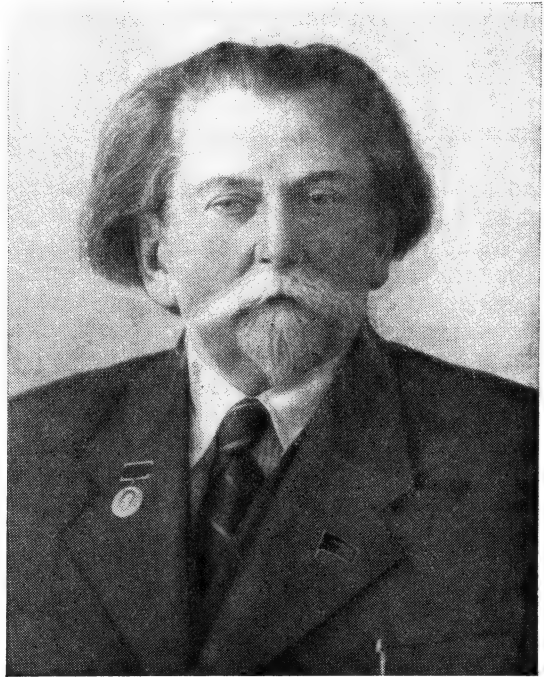
В Москве Е. И. Марциновский, В. Н. Беклемишев и П. Г. Сергиев создали школу медицинских паразитологов на базе Института протозойных болезней и химиотерапии (ныне Институт медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е. И. Марциновского) и подобных ему республиканских тропических институтов. К. И. Скрябин организовал крупную школу ветеринарных и медицинских гельминтологов [Всесоюзный институт гельминтологии ВАСХНИЛ (1933) и Гельминтологическая лаборатория АН СССР (1942)]. В Ленинграде основные кадры паразитологов сосредоточились в Военно-медицинской академии (кафедра общей биологии), Зоологическом институте АН СССР (лаборатория паразитологии), Ленинградском государственном университете (кафедра зоологии беспозвоночных) и в Лаборатории болезней рыб Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства. Развитие паразитологии здесь было связано с именами Е. Н. Павловского и В. А. Догеля. Для школ обоих исследователей был характерен комплексный биологический подход в изучении паразитических животных.



**ЕВГЕНИЙ НИКАНОРОВИЧ  
ПАВЛОВСКИЙ**  
(1884—1965)

За сравнительно короткий срок обширная территория СССР стала одной из наиболее полно изученных в паразитологическом отношении. Обработка сборов паразитических животных и переносчиков завершилась созданием ряда оригинальных сводок, монографий и определителей по фауне отдельных групп паразитов, кровососов и переносчиков. Так, в течение 30-х годов были изданы монографии по комарам и их личинкам, мошкам, москитам, слепням и вшам сельскохозяйственных животных. К. И. Скрябин и Р. С. Шульц опубликовали труды «Гельминтозы человека» (1929—1931) и «Основы общей гельминтологии» (1940), а В. А. Догель издал «Курс общей паразитологии» (1941), характеризующийся оригинальностью и последовательностью экологического анализа явлений паразитизма. Были накоплены обширные материалы по биологии и жизненным циклам наиболее вредных видов и групп, легшие в основу мероприятий по борьбе с ними. Примером подобного рода собрания фактов может служить монография В. Н. Беклемишева «Экология малярийного комара» (1944).

На основе углубленного анализа паразитологического материала получила развитие экологическая паразитология, исследующая зависимость фауны паразитов от биологического цикла и физиологии их хозяев и от факторов окружающей среды. Основные закономерности экологической паразитологии были сформулированы Догелем (1941). Одновременно Е. Н. Павловский развил учение об организме хозяина как среде обитания паразита и теорию паразитоценозов. Итогом исследований кровососов-переносчиков, их хозяев и путей циркуляции возбудителей болезней в природе стало учение Павловского о природной очаговости трансмиссивных болезней (1939, 1964; Ленинская премия, 1965), получившее мировое признание.



КОНСТАНТИН ИВАНОВИЧ  
СКРЯБИН  
(1878—1972)

Всестороннее изучение ряда групп паразитов и переносчиков позволило сделать определенные выводы об их филогении, что способствовало построению их естественной системы. Наиболее крупным обобщением было построение новой системы плоских червей (Б. Е. Быховский, 1937, 1957).

После второй мировой войны в СССР интенсивно изучаются многие группы паразитов и кровососов. Это определялось разными причинами. Так, интенсификация исследований по моногенезам связана с выходом в 1957 г. на русском и английском языках сводки Б. Е. Быховского по их системе, филогении и чисто практическим вопросам (вредоносность для рыб в прудовых хозяйствах). Усиление внимания к нематодам вызвано необходимостью организации эффективной борьбы с аскаридозами, трихинеллезом, оксиурозом и другими нематодозами человека и сельскохозяйственных животных, а также раскрытием значения растительных нематод (А. А. Парамонов, 1962, 1964, 1970). В связи с практической значимостью клещей и кровососущих насекомых со второй половины 40-х годов стали интенсивно исследоваться ранее недостаточно изученные группы насекомых — мошки и мокрецы, а также постэмбриональные фазы развития ряда достаточно исследованных групп — иксодовых клещей, блох, слепней, мух и оводов. Внедрение в практику ряда новых антигельминтов и инсектицидов, распространение «привыкания» к ним у ряда групп вредителей стимулировали развитие биохимических и физиологических исследований.

В 1946—1948 гг. Е. Н. Павловским было опубликовано двухтомное «Руководство по паразитологии человека». С конца 40-х годов под редакцией и при непосредственном участии К. И. Скрябина начали выходить капитальные издания по большинству классов паразитических червей:

с 1947 г. — «Основы трематодологии» (к 1974 г. вышло 25 томов)<sup>1</sup>, с 1949 г. — «Основы нематодологии» (к 1971 г. опубликовано 22 тома), с 1951 г. — «Основы цестодологии» (к 1969 г. издано 7 томов). В 1956—1958 гг. вышла двухтомная монография В. И. Петроченко по скребням домашних и диких животных. В 1962 г. под редакцией Б. Е. Быховского издан «Определитель паразитов пресноводных рыб СССР». Появилось большое число сводок по отдельным группам паразитов, кровососов и их хозяев.

Паразитологи получили новые возможности более углубленных исследований тончайшего строения их объектов с помощью электронного микроскопа и стереоскана. Флуоресцентная микроскопия и новейшие методы биохимических исследований позволили проникнуть в процессы метаболизма и особенности взаимоотношений между паразитом и хозяином, между возбудителем, переносчиком и животным-реципиентом и донором, а также проанализировать медикаментозные воздействия на эти взаимоотношения. Внедрение в практику исследовательской работы математических методов и электронно-вычислительной техники привело к выяснению отношений между хозяином и паразитом не только на организменном, но и на популяционном уровне. Эти новые возможности открывают перед паразитологами широкие перспективы более радикальной борьбы с паразитическими организмами.

### Малакология

Моллюски — крупный тип беспозвоночных животных, по видовому богатству уступающий только типу членистоногих. Большинство моллюсков обитает в морях и океанах, значительное число живет на суше и меньшинство — в пресных водах.

В огромной литературе о моллюсках в первые десятилетия XX в. дискутировались, в частности, вопросы о происхождении типа моллюсков и о происхождении и эволюции его отдельных классов и отрядов. В связи с этим обсуждались такие проблемы, как метамерия, судьба целома, возникновение асимметрии у брюхоногих и др. Результаты этих исследований изложены в сводках и монографиях Г. Бронна, В. Кюкенталья, Т. Крumbaха и др.

Проводились многочисленные исследования малакофауны различных территорий и акваторий, публиковались определители, нередко сопровождавшиеся их зоогеографическим анализом. Было положено начало обстоятельным исследованиям экологии, физиологии и этологии моллюсков (например, сводка П. Пельзенеера, 1935), в первую очередь видов, имеющих практическое значение.

Наиболее сенсационным в этой области и в зоологии в целом было открытие в 1952 г. в глубинах Тихого океана моллюска *Neopilina*. Подобно латимерии, он является «живым ископаемым» и служит промежуточным звеном между несколькими классами. Изучение неопилины (Г. Лемхе, К. Уингстренд, 1959) обнаружило ее близость к группе моллюсков, вымерших в палеозое и ранее относимых к примитивным брюхоногим, и правомерность выделения их вместе с неопилиной в новый класс моноплакофор (*Monoplacophora*).

Обстоятельные исследования морфологии и эмбриологии различных

<sup>1</sup> В 1957 г. за 12-томный труд «Трематоды животных и человека» (1947—1956) К. И. Скрябин был удостоен Ленинской премии.



классов и отрядов моллюсков способствовали более глубокому анализу их филогении и привело к пересмотру их классификации. В последние годы наметилась тенденция к совместным исследованиям палеозоологов и зоологов, позволяющая надеяться на создание единой системы этих организмов.

Моллюски издавна служат излюбленным объектом зоогеографии. В книге Я. И. Старобогатова (1970) пресноводные моллюски используются для зоогеографического районирования водоемов нашей планеты. К моллюскам часто обращаются также при решении ряда общебиологических проблем, таких, как влияние островной изоляции на возникновение наземной малакофауны Океании, изучение структуры и полиморфизма популяций и т. д.

Большое место продолжают занимать региональные фаунистические исследования. Особое развитие они получили в СССР, где вышел ряд сводок и определителей по морским, наземным и пресноводным моллюскам. Обращают на себя внимание различия в стиле работы западноевропейских малакологов, с одной стороны, советских и американских — с другой. Первые направляют основные усилия на выявление видового и подвидового состава фауны, не производя ревизии на уровне родов и семейств. Вторые одновременно совершенствуют системы родов и семейств.

В последнее время моллюски приобретают все большее значение как источник пищевого белка. В связи с этим многие работы затрагивают вопросы их физиологии, этологии, биохимии и способы искусственного разведения.

Значительное число исследований касается выявления роли моллюсков в передаче опасных гельминтозов человеку, домашним и промысловым животным. Наибольшее внимание при этом уделяется пресноводным моллюскам тропических стран, распространяющим шистоматозы.

### Карцинология

В развитии карцинологии с начала столетия до 1940 г. четко намечаются два основных и тесно связанных друг с другом направления. Во-первых, изучение конкретных фаун и групп разнообразных в систематическом, экологическом и биогеографическом аспекте. Многочисленные частные работы используются при создании обширных систематических сводок по отдельным группам ракообразных и регионам: по листоногим, ракушковым, веслоногим и усконогим ракам, по крабам. На их основе делаются зоогеографические обобщения. Во-вторых, ведется большая работа по изучению филогенетических взаимоотношений в пределах класса и построению его естественной системы. Начало этому было положено еще В. Калманом, разработавшим последовательно естественную систему вышших раков (1904), а затем и всего класса в целом (1909).

Очень важным для построения естественной системы класса явились находки новых aberrantных ракообразных, детальное изучение которых с привлечением ископаемых материалов привело к выделению в пределах класса новых отрядов — *Thermosbaenacea*, *Lipostraca* и *Ascothogacida*.

После 1940 г. выходят обширные систематические сводки по разным группам — ракушковым ракам, веслоногим, усконогим и бокоплавам. Особенно интенсивно изучаются промысловые ракообразные. Гораздо большее внимание стали уделять вопросам экологии, физиологии и, в частно-

сти, проблеме роста. В связи с проведением глубоководных исследований опубликованы работы по равноногим ракам абиссали и ультраабиссали.

Параллельно идет интенсивное накопление данных для построения полной системы ракообразных. Благодаря новым находкам современных и вымерших форм описываются новые отряды (*Mystacocarida*, *Serphalocarida* и *Spelaeogriphacea*). Детально изучаются морфология и филогенетические связи существующих отрядов, что в конце концов приводит к разработке новой системы класса (Р. Зивинг, 1960; Я. А. Бирштейн, 1960). Большую роль в этом процессе играет пополнение данных по вымершим группам ракообразных. Подробный обзор ископаемых форм дан, в частности, в отечественной сводке «Основы палеонтологии» (1960); значение палеонтологических данных для филогении рассмотрено Дж. Вудсом (1965).

### Энтомология

Различные разделы этой науки, изучающей огромный мир насекомых, имеют неодинаковый возраст и различную степень зрелости.

Объем данных, относящихся к систематической энтомологии, почти необозрим и с каждым годом продолжает увеличиваться. Работа систематиков XX в., отличающаяся особой плодотворностью, охватила большую часть стран земного шара и большую часть отрядов насекомых. Характерная направленность систематики насекомых в XX в. — появление больших коллективных комплексных работ по насекомым, дающих широкую основу для дальнейших исследований.

Отдельные сводки охватили те или иные отряды насекомых целиком. В этом отношении выделяются чешуекрылые *Mastrolepidoptera*, по которым имеется многотомное, богато иллюстрированное издание «Крупные бабочки земного шара», опубликованное под редакцией А. Зейтца. Материал в нем сгруппирован по зоогеографическим областям (регионам). В начале XX в. было начато большое коллективное издание по мировой фауне насекомых — «Роды насекомых» Э. Вустмана (издававшееся в Бельгии), которое до настоящего времени не завершено.

Одним из подсобных, но чрезвычайно важных типов работ по систематике являются каталоги фауны отдельных зоогеографических районов, целых регионов и всей мировой фауны. Такие каталоги вышли, в частности, по жукам и двукрылым. Был издан каталог специально по палеоарктической фауне жуков.

Первые десятилетия XX в. ознаменовались выходом ряда серийных изданий, касающихся животного мира той или иной страны в целом. Одним из таких трудов стала «Фауна России и сопредельных стран», издававшаяся Зоологическим музеем Академии наук с 1911 по 1929 г. В этом издании, задуманном очень широко и перешедшем затем в серию «Фауна СССР и сопредельных стран», за указанный период вышло несколько выпусков по энтомологии.

Очень ценна книга «Прямкрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран» Г. Г. Якобсона и В. Я. Бианки, являющаяся полной сводкой отечественной фауны этих групп насекомых. Первой по времени издания оригинальной сводкой по жукам была фундаментальная работа Г. Г. Якобсона «Жуки России и Западной Европы» (1905—1915, 11 выпусков), не потерявшая своего значения и по настоящее время.

С 1927 г. Зоологическим музеем (с 1930 г. — Зоологическим институтом) АН СССР начали издаваться серии определителей по фауне СССР, а с 1935 г. — «Фауна СССР» (новая серия). В первой серии по насекомым было издано 54 выпуска, по второй — 66. В эти издания вошло много ценных работ. В серии «Фауна СССР» наиболее значительны работы по кожистокрылым, пилильщикам, ногохвосткам, совкам, листоедам, слепням и браконидам. Аналогичные труды, но охватывавшие меньшую территорию, издавались в Германии («Животный мир Германии»), Франции («Фауна Франции») и Англии («Руководства для определения насекомых Британии» и «Фауна Британской Индии»).

Основу современной систематики насекомых составляет морфология. Этот раздел энтомологии разрабатывается в высшей степени планомерно, в особенности в США школой Р. Снодграсса, выпустившего сводку по этому вопросу (1935). Из работ советских авторов следует упомянуть цикл исследований А. В. Мартынова по строению крыльев насекомых (1924, 1938) и работы Б. Н. Шванвича, обобщенные в сводке (1949).

Накопление фактического материала по систематике насекомых идет все возрастающими темпами. Благодаря этому и в связи с важным практическим значением насекомых возникла особая нужда в различного рода справочных пособиях. Этой цели отвечают каталоги насекомых (региональные и всемирные), получившие за последние десятилетия особенно широкое распространение.

Специализация материала в энтомологии с каждым годом усиливается. Поэтому почти каждая сводка требует приложения коллективного труда. Одним из таких опытов коллективного и можно сказать многонационального труда является широко задуманное издание по *Microlepidoptera* Палеарктической области, которое осуществляется в Вене под руководством Г. Амзеля по хорошо продуманному плану. Значение этого труда, в осуществлении которого принимают участие и советские ученые, становится особенно очевидным в связи с тем, что охватываемые им так называемые мелкие бабочки являются вредителями разных отраслей хозяйства. По этой группе в составе «Фауны СССР» один том посвящен настоящим молям, другой — листоверткам (плодожоркам).

По двукрылым за последние десятилетия много работ было опубликовано Э. Линднером (Штутгарт). Его издание «Мухи палеарктической области» (вышло 280 выпусков) в значительной мере приобрело международный характер (в нем принимают участие и многие советские энтомологи). Исследование различных групп этого отряда в СССР шло, однако, неравномерно. В основном уделялось внимание кровососам и синантропным двукрылым, как имеющим наибольшее практическое значение. Из числа кровососущих обследованы москиты, настоящие комары и их личинки, мошки и слепни, настоящие мухи подсемейств *Muscinae* и *Stomoxudinae*, оводы — желудочные, носоглоточные и подкожные. Для отдельных групп кровососущих двукрылых опубликованы региональные сводки по Карелии, Сибири, Казахстану и отдельным республикам Закавказья. Много нового в изучение системы соответствующих групп и ее обоснование морфологическими данными было внесено работами по мухам-жужжалам Закавказья и ктырям Кавказа.

В сериях «Фауна СССР» и «Определители по фауне СССР» ряд выпусков посвящен прямокрылым — саранчевым, тараканам и кузнечиковым — и близким к ним отрядам. Далеко вперед продвинулось изучение червецов и близких групп. За последние годы вышел ряд публикаций

по жукам. В основу изучения их системы положена хорошо аргументированная система Р. А. Кроусона (1955).

В 60-е годы своеобразную эволюцию претерпела серия так называемых «кратких» определителей насекомых. Начиная с 1964 г. Зоологическим институтом АН СССР начал издаваться «Полный определитель насекомых Европейской части СССР» под редакцией Г. Я. Бей-Биенко. К настоящему времени из пяти томов этого издания опубликовано три: первый том охватывает всех насекомых с неполным превращением до трипсов включительно, второй отведен жукам, в двух частях пятого тома рассматриваются все двукрылые и блохи.

Как в СССР, так и за рубежом интенсивно развивается экспериментальная энтомология. Именно экспериментальные исследования закономерностей роста и взаимодействия популяций, начатые в 20—30-х годах, в сочетании с математическими моделями позволили выяснить важные экологические закономерности.

Исключительно важную роль в развитии экологии насекомых сыграли начавшиеся в 40-х годах широкие исследования фотопериодизма и его роли в определении диапаузы и других важных сторон физиологии и экологии насекомых. Исследование фотопериодизма у растений и животных, особенно у насекомых,— одна из блестящих страниц биологии XX в.

Больших успехов достигла эндокринология насекомых, основы которой были заложены В. Б. Уиглсуорсом в 30-е годы. Сейчас активно изучаются эндокринная регуляция метаболизма, поведения и развития насекомых, в частности диапаузы. Большое развитие получают исследования гормонов насекомых и недавно обнаруженных их аналогов растительного происхождения или специально синтезируемых. В аналогах гормонов насекомых видят перспективное средство борьбы с вредителями.

Велико значение открытия и широкого исследования феромонов — веществ, выделяемых насекомыми во внешнюю среду и служащих средством химической коммуникации между особями и осуществления внутрипопуляционных регуляторных функций. Наиболее интенсивно исследуются половые аттрактанты благодаря перспективам их использования в новых методах борьбы с вредителями. В нашей стране активно изучается физиология нервной системы и органов чувств насекомых. Большое значение имеют успехи последних двух десятилетий в исследовании циркадных ритмов насекомых, «биологических часов» и их роли в физиологическом механизме фотопериодической реакции.

### **Открытие и исследование погонофор**

После первых описаний этих животных М. Кольри (1914, 1944) и П. В. Ушаковым (1933) К. Иоганссон (1939) отнес погонофор к особому классу червей, а А. В. Иванов (1955) обосновал для них самостоятельный тип, близкий к полухордовым.

Дальнейшее детальное изучение погонофор А. В. Ивановым привело к описанию 37 видов из 46 известных и установлению 8 новых родов. Иванову принадлежит также детальное описание строения и эмбрионального развития погонофор; итоги его исследований подведены в монографии «Погонофоры» (1960), вышедшей в серии «Фауна СССР» (Ленинская премия, 1961).

## Ихтиология

В начале XX в. ихтиология развивалась преимущественно как зоологическая дисциплина. Изучались морфология и анатомия ныне живущих и ископаемых рыб, их физиология, систематика и географическое распространение. Эти данные служили и продолжают служить основой для сравнительно-анатомических, физиологических и эмбриологических построений и выяснения эволюции хордовых животных.

Основа научной системы рыб была заложена в прошлом столетии И. Мюллером. Установленные им крупные таксоны — группы и подклассы — сохраняют реальное значение до сих пор. В текущем столетии разрабатывалась классификация отрядов и входящих в них семейств. Был предложен ряд систем ныне живущих и ископаемых рыб.

До начала 40-х годов продолжалась усиленная инвентаризация ихтиофауны преимущественно внутренних водоемов и речных бассейнов, а также мелководных шельфовых окраинных морей и прибрежных частей океанов. Попутно составлялись обзоры ихтиофаун отдельных стран и морей, сопровождаемые определительными таблицами.

В области зоогеографии шло накопление данных о распределении ихтиофауны по отдельным акваториям. Анализ полученных данных о распределении ихтиофауны позволил установить три типа прерывистого распространения — амфибореальный, биполярный и амфиацифический.

Успешное развитие ихтиологии определялось огромным промысловым значением рыб. Прогрессу ихтиологии во многом способствовало то, что уже в 20-х годах была окончательно развеяна иллюзия о неистощимости рыбных запасов не только внутренних вод, но и морей, и океанов. В связи с этим внимание промысловой ихтиологии было направлено на изучение расового состава промысловых рыб, их возраста и темпа роста, нерестовых и кормовых миграций, распределения икры и мальков промысловых видов, а также на изучение систематики.

Одним из самых значительных событий теоретической ихтиологии, да и зоологии в целом, явилось открытие в 1938 г. живой кистеперой рыбы — латимерии. До этого кистеперые рыбы были известны только в ископаемом состоянии из пермских и меловых отложений, и в более поздних слоях их не обнаруживали. В настоящее время латимерия обитает в водах близ Коморских о-вов и в северной части Мозамбикского пролива в Индийском океане.

Новый этап в развитии ихтиологии связан с выходом в 1940 г. классической работы Л. С. Берга «Система рыбообразных и рыб ныне живущих и ископаемых». В ней приведены подробные характеристики высших таксонов и указаны все отряды и семейства рыб. Система Берга получила широкое признание во всем мире.

За годы после второй мировой войны в результате совершенствования орудий лова и постройки крупных промысловых и специальных исследовательских судов стало возможным добывать как донных рыб на больших глубинах, так и батипелагических (в слоях воды на разной глубине от поверхности) разноглубинными тралами. Это привело к усиленному освоению малоизученных вод Антарктики, а также больших глубин и пелагиали Тихого, Индийского и Атлантического океанов (см. главу 9).

В послевоенный период значительно изменились методы изучения систематики рыб, особенно внутривидовой. Помимо внешнеморфологического и остеологического методов используются кариологический, физико-



ЛЕВ СЕМЕНОВИЧ  
БЕРГ  
(1876—1950)

биохимический, иммунно-серологический, анализ видовой специфичности сыворотки крови, хроматографический анализ аминокислот, данные по генетике популяций и т. д.

Собранные за эти годы обширные фаунистические материалы позволили значительно расширить сведения по систематике, зоогеографии и образу жизни рыб. Опубликовано много монографий по рыбам как отдельных морей и стран, так и по отдельным семействам и отрядам в объеме мировой ихтиофауны (см.: Г. У. Линдберг, 1971). В области зоогеографии была предложена теория фаунистических комплексов (Г. В. Никольский и др., 1947) и установлен тип амфитропического распространения (Г. У. Линдберг, 1955).

Укрепление все более тесной связи ихтиологии с рыбным хозяйством во многом способствовало успешному развитию экологических исследований. Интенсивно изучались размножение, видовая и популяционная плодовитость, развитие рыб, рост и убыль их в популяции, что позволило создать теорию динамики стада. Для целей рыбоводства, прудового разведения и акклиматизации рыб велось исследование физиологии возрастной и сезонной динамики питания, пищевых отношений, обмена веществ, гермафродитизма, гиногенеза, гормональной регуляции половых циклов, гибридизации, генетики и селекции. Для целей промысла изучались миграции, поведение и рецепция рыб.

### Герпетология

Герпетология в конце XIX и в начале XX в. развивалась преимущественно как описательная наука. В 1896 г. крупнейший герпетолог своего времени Г. Буленджер опубликовал последний из семи томов второго издания «Каталогов земноводных и пресмыкающихся Британского музея»,

содержавших характеристики, сведения об ареалах и определительные таблицы всех 5150 известных в то время видов амфибий и рептилий.

Наибольшее развитие в начале XX в. получили фаунистическое и экологическое направления, что выразилось в появлении ряда фундаментальных сводок по герпетофауне Европы, Южной и Юго-Восточной Азии, Африки, Северной Америки и другим районам земного шара. В серии «Фауна России» в 1915—1918 гг. вышли три герпетологических тома выдающегося русского зоолога А. М. Никольского. Стимулом к интенсивному изучению экологии земноводных послужила классическая книга Г. Нобла «Биология амфибий» (1931). После серии работ П. В. Терентьева и Л. Клаубера широкое признание получил статистический метод. Он стал применяться во многих последующих работах герпетологов по систематике. Приблизительно в это же время в герпетологии на примере хвостатых амфибий и гремучих змей была успешно апробирована и принята политипическая концепция вида, позволившая позднее внести ясность в номенклатуру многих групп. Блестящим примером герпетогеографического исследования может служить монография Р. Мертенса «Рептилии островов» (1934), посвященная изменчивости и формированию рептилий в условиях островной изоляции.

В конце 30-х годов во всем мире ежегодно публиковалось несколько сотен работ, посвященных главным образом систематике, морфологии и биологии земноводных и пресмыкающихся. Тематика герпетологических исследований заметно изменилась в 40—60-е годы, когда эти животные привлекли к себе пристальное внимание функциональных морфологов, генетиков, цитологов, этологов, физиологов и биофизиков. В результате появился ряд тщательно выполненных работ, представляющих как специальный, так и общебиологический интерес. Таковы, например, исследования И. И. Шмальгаузена и его учеников по эволюции амфибий, в значительной своей части обобщенные в монографии «Происхождение наземных позвоночных» (1964). В подобном же плане выполнены интересные исследования Ганса (1960 и позднее) по сравнительной и функциональной морфологии амфисбен, выделенных на правах особого подотряда чешуйчатых пресмыкающихся наряду с ящерицами и змеями. К данному направлению тесно примыкают работы в области морфологии и физиологии органов чувств пресмыкающихся, в частности терморецепторов у змей, и изучение локомоции змей и ящериц.

К числу интересных зоологических открытий 60-х годов принадлежит установление однополости и полиплоидии у некоторых видов ящериц и саламандр и полиплоидии у бесхвостых. Всестороннее изучение этих явлений привело к созданию представляющей широкий интерес гипотезы о гибридном происхождении партеногенетических видов позвоночных животных. Земноводные и пресмыкающиеся в силу ряда своих особенностей широко используются в качестве удобной модели для изучения процессов микроэволюции и видообразования. В то же время вымершие группы этих животных дали очень много для понимания макроэволюции наземных позвоночных в целом.

Накопившийся к 60-м годам огромный фактический материал по систематике, морфологии и различным разделам биологии земноводных и пресмыкающихся получил обобщение в опубликованных в разных странах монографиях и сводках, например по североамериканским амфибиям, черепахам, ящерицам и змеям, специально по гремучим змеям, по безногим амфибиям, и в ряде региональных сводок по Европе, Африке, Азии, Австралии и Южной Америке. Большое значение для



практической работы герпетологов имеют регулярно публикуемые в серии «Das Tierreich» аннотированные каталоги рецентных видов. К концу 1974 г. опубликованы выпуски, посвященные черепахам, крокодилам и многим семействам амфибий, ящериц и змей. Таково же значение вышедших в разных странах каталогов отдельных географических территорий, например Европы, а в СССР — «Определители пресмыкающихся и земноводных» П. В. Терентьева и С. А. Чернова (3-е изд., 1949).

В 1969—1973 гг. вышли из печати первые три тома международного руководства «Биология рептилий», задуманного как многотомная энциклопедия современных знаний в области герпетологии. На немецком языке начато издание многотомной «Энциклопедии палеогерпетологии». Ранее в СССР было опубликовано получившее широкое признание руководство по ископаемым амфибиям и рептилиям (1964) в серии «Основы палеонтологии».

В настоящее время герпетология занимает одно из центральных мест в системе зоологических дисциплин, что в значительной степени определяется филогенетическим положением земноводных и пресмыкающихся, стоящих у основания родословного древа высших наземных позвоночных.

В области систематики на первое место выдвигается сейчас задача дальнейшей ревизии полиморфных групп земноводных и пресмыкающихся с привлечением наряду с морфологическими также кариологических, биохимических, иммунологических и иных современных методов исследований. Одной из центральных проблем в области экологии становится изучение биологических изолирующих механизмов у близких симпатрических видов, причем большое внимание уделяется этологическому аспекту этой проблемы, в частности видоспецифичности сигнального поведения. Все большее распространение получает изучение численности, динамики и энергетики популяций, особенно у так называемых ландшафтных видов земноводных и пресмыкающихся. Наконец, для многих, главным образом тропических и субтропических, районов мира не утратили еще своего значения фаунистические исследования, о чем свидетельствует значительное число ежегодно описываемых ранее не известных форм. О широком распространении герпетологических исследований свидетельствует существование многочисленных специальных журналов.

В связи со все более расширяющимся промыслом амфибий и рептилий большое значение приобретает проблема охраны этих животных, что прежде всего относится к крокодилам, морским черепахам и некоторым видам ядовитых змей. Соответствующая работа герпетологов многих стран мира нашла свое отражение в одном из томов так называемой «Красной книги», подготовленной Международным союзом охраны природы.

### Орнитология

К началу XX в. орнитология представляла собой вполне оформившуюся и дифференцированную отрасль зоологии, располагавшую огромным фактическим материалом. К этому времени было закончено первичное орнитофаунистическое обследование всех континентов и большинства островных групп земного шара, основаны главнейшие хранилища орнитологических коллекций, написано множество фаунистических и систематических монографий и организовано несколько орнитологических обществ, существующих и поныне и издающих специальные журналы. В 1895 г. была закончена публикация 27-томного каталога птиц Бри-

танского музея, содержавшего описания и определительные таблицы более чем для 24 тыс. видов птиц мировой фауны.

Начало XX в. было ознаменовано преодолением дробной систематики птиц и формированием концепции политипического вида. Процесс этот был трудным и длительным. Началом его можно считать 1901 г., когда было опубликовано исследование О. Клейншмидта по географической изменчивости кречета (*Falco rusticolus* L.). Затем вышли работы Клейншмидта, обосновывающие теорию кругов форм (*Formenkreislehre*), и несколько специальных публикаций по изменчивости отдельных палеарктических видов птиц. Эти публикации вызвали острую дискуссию, которая завершилась утверждением новой концепции вида лишь в 30-х годах. Решающее значение в этом споре имела монументальная сводка Э. Хартерта (1912—1935) по птицам палеарктической фауны, в которой вид трактовался как комплекс географических рас, замещавших одна другую территориально и еще не утративших способности скрещиваться в пограничных зонах их гнездовых ареалов. Параллельно Хартерт применил и тройную номенклатуру. Эти нововведения поставили перед орнитологами задачу переработки на уровне вида и подвида систематики всех птиц мировой фауны. Ревизия длилась около 40 лет и завершилась не только всеобщим признанием концепции политипического вида, но и доказательством теоретически важного положения, согласно которому внутривидовая географическая изменчивость закономерна и может рассматриваться как одна из начальных ступеней дивергентной эволюции.

Филогенетика и классификация птиц в противоположность микросистематике развивалась в рассматриваемый период слабо, что было обусловлено общим кризисом сравнительной морфологии в начале текущего века. Недоверие к сравнительно-морфологическому методу имело не только отрицательное, но и положительное следствия: оно стимулировало поиск прямых данных по филогении птиц в виде ископаемых материалов. В итоге в ряде стран, в том числе и в СССР, были открыты многие богатые захоронения костных остатков птиц. Были пересмотрены и ранее накопленные материалы, в частности по первоптицам. Общие результаты в этом направлении были подведены в сводке К. Ламбрехта (1933), а по проблемам становления и начальных стадий эволюции класса птиц — в монографии Г. Хейльмана (1926). Однако в пополнившемся каталоге вымерших групп, к сожалению, не оказалось ни таких, которые могли бы служить связующими звеньями между современными крупными подразделениями этого класса, ни таких, которые по-новому освещали бы историю его возникновения.

С кризисом классической сравнительной морфологии, по-видимому, связана также и интенсификация работ по функциональной и биологической анатомии птиц, обогативших орнитологию 30—40-х годов многими новыми фактами и идеями. Обобщения в этом направлении привели, с одной стороны, к попыткам реконструировать эволюцию функций, с другой — построить систему жизненных форм.

В противоположность двум рассмотренным выше направлениям очень результативным оказалось изучение биологии постэмбрионального онтогенеза птиц. Основоположниками его были немецкие исследователи О. и М. Хейнрот, посвятившие большую часть своей жизни выращиванию птиц европейской фауны в неволе, начиная с момента вылупления из яйца и кончая линькой перед приобретением взрослого наряда. Свои наблюдения супруги Хейнрот опубликовали в обширной монографии «Птицы Центральной Европы» (1926—1931), которая до сегодняшнего

дня целиком сохранила научную значимость. Ее ценность состоит не только в том, что она содержит массу разнообразных, безупречно точных сведений, но и представляет собой богатый источник стимулов для дальнейших исследований в различных направлениях. В частности, с ней преимущественно связана этология птиц, ставшая ныне одной из наиболее быстро развивающихся и перспективных отраслей орнитологии. Трудami О. и М. Хейнрот и их последователей установлены связи между биологией птиц и физиологией их нервной деятельности, между систематикой и экологией птиц и т. д. К выдающимся явлениям орнитологии 30-х годов должна быть отнесена еще и двухтомная сводка Ф. Греббельса (1932—1937) по экологической физиологии и функциональной морфологии птиц, долгое время служившая наряду с трудом Э. Штреземана руководством для нескольких поколений специалистов-орнитологов. В рассматриваемый период развивались также такие традиционные разделы орнитологии, как авифаунистика и орнитогеография. В США была издана сводка А. К. Бента (1919—1968), суммировавшая все положительное, что накопилось по биологии птиц Северной Америки.

В СССР получил широкое признание тип региональной сводки, открывающейся физико-географическим описанием изучаемой территории и завершающейся анализом ее авифауны с выходом в область исторической орнитогеографии. Образцом сводки этого типа может служить монография П. П. Сушкина (1938) по птицам советского Алтая. Вообще же за первые три-четыре десятилетия XIX в. авифаунистические исследования в СССР резко продвинулись вперед, что дало возможность С. А. Бутурлину и Г. П. Дементьеву составить первый систематический список птиц Советского Союза и полный их определитель. Своими достижениями отечественная орнитология во многом обязана также М. А. Мензбину, автору монографии «Птицы России» (1895).

Орнитогеография развивалась главным образом в СССР и США, притом в разных направлениях: отечественное направление имело исторический уклон и привело к формулировке учения о типах фаун (Б. К. Штегман, 1938); американское — экологический, основывающийся на учении о жизненных зонах (Ф. М. Чепмэн, 1917—1926).

Проникновение в орнитологию послевоенного периода новых идей о виде и видообразовании имело наиболее крупным следствием расцвет популяционизма, а вместе с тем и расширение арсенала методов изучения и обработки материала; постепенно входят в практику физиологический, биохимический, кариологический и статистический методы. Вместе с тем значительно продвинулось вперед изучение поведения птиц, в особенности та его часть, которая занимается исследованием механизмов, обеспечивающих репродуктивную изоляцию видов и популяций (работы Н. Тинбергена и А. Н. Промптова), а также внутривидовую иерархию (школа К. Лоренца) (см. главу 4).

Из смежных направлений чрезвычайно расширилось изучение миграций, получившее в последние годы выход в область биоэнергетики. Интерес к миграциям стимулируется и потребностями здравоохранения, поскольку выяснилось, что птицы могут переносить на значительное расстояние возбудителей некоторых опасных заболеваний человека, а также запросами технических наук, рассчитывающих обнаружить у птиц некоторые неизвестные механизмы ориентации и навигации, принципы действия которых можно было бы применить в приборостроении. К новейшим направлениям в орнитологии относятся также исследования по годовым реакциям и биоакустике птиц.

Развитие микросистематики птиц протекает во второй половине XX в. в том же русле, что и в 30-х годах. Новое нашло выражение, пожалуй, в том, что тенденция к чрезмерному расширению объема полититического вида, характерная для предыдущего периода, теперь исчезла.

Макросистематика птиц во второй половине XX в. продолжала находиться в кризисном состоянии. Исключение представляет лишь Советский Союз, где под влиянием идей А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена ведутся исследования комплексным морфобиологическим методом.

Сравнительная и функциональная морфология птиц в противоположность макросистематике вступила начиная с 50-х годов на путь медленного, но явного прогресса, на что указывает публикация ряда солидных исследований по различным системам органов, в особенности по скелету и мышцам, а также по строению и механике черепа. В некоторых работах этого направления обнаруживается стремление связать строение, биомеханику и биологическое значение исследуемых структур в единый комплекс и интерпретировать преобразование таких морфофункциональных единств в аспекте конкретных филогенезов.

В области палеорнитологии сенсационной была находка третьего экземпляра археоптерикса в том же месте, где были найдены предыдущие. Изучение его выявило новые подробности, но существенно не изменило общих представлений о первоптицах.

Для фаунистики и экологии отдельных видов птиц 50—60-е годы были периодом подведения итогов. Вышло множество сводок, почти по всем странам мира, в том числе обширная монография по птицам Советского Союза (под редакцией Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, 1951—1954) и более компактное руководство по тому же региону, составленное группой орнитологов Зоологического института АН СССР. Нововведением, получившим широкое распространение, стали так называемые полевые руководства по птицам отдельных стран и областей мира. Продолжается интенсивное изучение биологии отдельных видов.

В наши дни орнитология вместе со многими другими отраслями зоологии стоит перед огромной и чрезвычайно трудноразрешимой проблемой — упорядочения взаимоотношений между бурно развивающейся деятельностью человека и окружающей природой. В глобальном плане орнитологи делают очень много для того, чтобы сохранить удивительный мир птиц для людей будущих поколений, но впереди их ждут в этом направлении несравнимо более сложные задачи. Пока же успех ограничивается охраной отдельных редких видов и опытами по поднятию их численности, а также организацией различного рода резерватов (см. также главу 27).

## Териология

К началу века млекопитающие оказались изученными значительно лучше птиц и рыб. Даже среди менее обследованных мелких млекопитающих — грызунов и насекомыхных — число ежегодно описываемых новых видов быстро снижалось и вскоре стало исчисляться единицами. Многие видные европейские и североамериканские териологи перешли к регионально-фаунистическим исследованиям в тропиках и субтропиках, а в умеренной зоне Старого и Нового Света подобные работы приняли отчетливую аутоэкологическую направленность. Наиболее детальные из них обеспечили в дальнейшем переход к популяционному уровню исследова-

ния. Полевая и экспериментальная экология становятся преобладающими направлениями исследований и в териологии.

Широкое развитие экологических работ послужило надежной основой для решения важных практических задач. Упомянем только о двух из них.

Из-за резко усилившегося воздействия человека на природу ряд важных промысловых видов оказался на грани исчезновения. Это поставило териологов перед необходимостью разработки научных основ охотничьего промысла и других форм хозяйственного использования зверей, включая теоретические вопросы акклиматизации и реакклиматизации. В СССР начало этих работ связано с именем московского профессора Б. М. Житкова, указавшего, в частности, на возможность акклиматизации у нас ондатры. Известно, что хозяйственный эффект этого мероприятия превзошел самые смелые предположения (см. также главу 8).

Другая группа практических вопросов, которая не могла быть решена без углубленных экологических исследований,— познание закономерностей массового размножения вредных в хозяйственном отношении видов грызунов. Эти животные получили совершенно новые возможности размножения в связи с тем, что в широкой полосе открытых ландшафтов умеренного пояса Евразии обширные пространства оказались занятыми зерновыми монокультурами, на основе которых сформировались своеобразные агроценозы. С необходимостью контроля, ограничения численности и уничтожения вредных видов микротериофауны стали все чаще сталкиваться и специалисты по лесному делу. Для правильного биологического обоснования соответствующих хозяйственных мероприятий первостепенное значение имеет теория колебания численности, которая интенсивно разрабатывается на разных объектах и в разных странах.

Из других разделов териологии следует отметить некоторое изменение содержания систематики. В согласии с разработкой общебиологической концепции политипического вида териологи также начали интенсивно изучать внутривидовую изменчивость. В результате число подвидов, описываемых преимущественно на основании макроморфологических признаков, резко возрастает. К сожалению, такие описания часто делаются без общей ревизии всей изменчивости вида. В то же время, постоянно сталкиваясь в практической работе с «хорошими» и «плохими» подвидами, териолог-систематик неизменно убеждается в преимущественно географическом типе видообразования, в том, что качественное изменение на уровне вид — подвид может приходиться на более скрытые уровни организации, не доступные классической систематике, основанной на признаках черепов и шкур. Эти представления вместе с отходом от типологической концепции вида и внедрением статистических методов исследования обеспечили в дальнейшем, подобно тому, как это случилось в фаунистике, переход к популяционному уровню систематических работ. Настоящей книгой териологов стала работа Дж. Симпсона «Принципы классификации и классификация млекопитающих» (1945).

Наконец, резко возросший интерес к вопросам происхождения фаун и отдельных видов обусловил более тесные, чем ранее, контакты с палеотериологией. На первом этапе они оказались особенно продуктивными при решении вопросов, связанных с происхождением млекопитающих. Позднее общей областью исследования оказалось формирование фаун. В отечественной литературе первой работой подобного рода была книга М. А. Мензбира «Очерк истории фауны Европейской части СССР» (1934). Усиленный интерес к вопросам палеотериологии начали проявлять и

геологи, не без основания увидевшие здесь возможности для разработки сравнительно детальной биостратиграфии континентальных отложений.

Для развития териологии первостепенное значение имела публикация всесветных и региональных сводок. Среди них не утратила своего значения многократно переиздававшаяся десяти томная монография немецкого натуралиста А. Брема «Жизнь животных», три тома которой посвящены млекопитающим (1876—1877). Прекрасные традиции этого издания сохраняются в выпускаемой в ГДР «Новой Бремской серии», в которой принимают участие и советские зоологи. Млекопитающие Африки описаны в третьем томе сводки В. Гаака и В. Кунерта «Жизнь животных Земли» (1901), Евразии — в двухтомной монографии Г. Аллена «Млекопитающие Китая и Монголии» (1938—1940) и в сводке Дж. Эллермана и Т. Моррисон-Скотта «Каталог фауны млекопитающих Палеарктики и Индии» (1951). Выдающимся событием отечественной териологии был выход восьми томов труда С. И. Огнева «Звери СССР и прилежащих стран» (1928—1957), оставшегося незавершенным. С 1937 г. сведения по отдельным семействам млекопитающих публикуются в серии «Фауна СССР» (до 1975 г. семь выпусков).

Со второй половины текущего столетия большая часть экологических исследований проводится териологами уже на популяционном уровне, а сами популяции рассматриваются как биологические системы. Разрабатывается классификация популяций и их подразделений или различных состояний как относительно целостных экосистем, связанных с различными ландшафтами. Результаты проделанных исследований оказались весьма плодотворными и для решения некоторых практических задач териологии, вытекающих, в частности, из теории колебания численности хозяйственно важных видов.

Проблемы, возникающие в связи с продолжающимся прямым и косвенным воздействием человека на териофауну, со второй половины столетия в известной мере теряют свою самостоятельность и, естественно, включаются в новый, интенсивно развивающийся раздел биологии — охрану и управление природой (см. главу 27). Так называемая промысловая териология достигает первых серьезных успехов в восстановлении численности зверей (бобр, соболь), запасы которых были истощены избыточным промыслом.

Детальное изучение популяционной экологии млекопитающих усилило и частично возродило интерес к исследованию особенностей поведения зверей. Этологические работы открыли сложные иерархические отношения внутри групп особей, слагающих популяции, существенно сказывающиеся на строении последних и поведении составляющих их особей. Выявленные первоначально в условиях лаборатории эти особенности шаг за шагом подтверждаются и на естественных популяциях (см. главу 4).

В области систематики детальная ревизия подвидов политипических видов показала, что часть из них — это не более чем формы популяционной изменчивости (биотопической, ландшафтной и др.), не затрагивающие генотип в такой степени, чтобы их можно было считать формами изменчивости подвидового ранга. В то же время применение методов исследования, повышающих разрешающую способность таксономического анализа, например цитогенетического, гибридологического, некоторых биохимических, привело к открытию видов-двойников для самых обычных видов. В итоге и здесь начался обратный процесс — уменьшение числа подвидов и увеличение числа видов, частью за счет неправильно выде-



ленных ранее в подвиды, частью за счет обнаружения новых видов внутри старых. Существенно, что на этом новом этапе инвентаризации фауны учитываются также данные по вымершим млекопитающим. Для многих семейств степень изученности вымерших форм позволяет восстановить последовательность процесса смены фаун и видов в филетических линиях.

Капитальными справочными изданиями по мировой териофауне, вышедшими с начала 50-х годов, могут служить 17-й том (1955) многотомного «Трактата по зоологии» П.-П. Грассе (1948—1973) и трехтомная сводка Е. Уолкера «Млекопитающие мира» (1964). Появилось также несколько крупных региональных сводок, например двухтомная монография Е. Холла и К. Келсона (1959) по Северной Америке, Р. Хатта (1959) по Ираку и Д. Лея (1967) по Ирану.

## Палеозоология

Еще в конце прошлого столетия в палеозоологии начался интенсивный процесс «биологизации», полностью не закончившийся еще и в настоящее время. Это в особенности относится к палеозоологии беспозвоночных, которая продолжает развиваться преимущественно в геологических учреждениях, обслуживая интересы биостратиграфии.

Однако и беспозвоночные оказались изученными очень неравномерно, что зависит в первую очередь от их «прикладного» значения и возможностей получения массовых материалов для установления так называемых «руководящих» форм. Некоторые кораллы, брахиоподы, фораминиферы, часть трилобитов и моллюсков приобрели важное региональное, а иногда и более широкое значение, как элементы биостратиграфического анализа морских отложений, а через него получили выход и в геологическую практику картирования и разведочных работ. В то же время такая группа, как древние насекомые, оставалась почти неизученной, что долгое время создавало трудности в разработке филогении этого класса.

В первой половине XX в. общий уровень палеофаунистических работ оставался довольно низким, а монографии систематического и филогенетического направления были сравнительно редки (см. главу 18). Подлинный расцвет эволюционных воззрений начался в палеозоологии лишь с 50-х годов почти одновременно в Европе и Америке.

На рубеже второй половины текущего столетия отражением интенсивно идущего процесса биологизации палеонтологии в нашей стране явилась дискуссия «О положении в палеонтологии». Ее итоги ясно показали необходимость биологизации «геологической» палеонтологии, равно как и безусловную целесообразность одновременного развития ее обновленного биостратиграфического и особенно зоологического направлений исследования.

Зоологи-неонтологи гораздо шире, чем раньше, начинают пользоваться возросшим арсеналом палеонтологических фактов для решения вопросов макро- и микроэволюции, разработки единой концепции вида, выяснения соотношения систематики и филогении и т. д. При этом многие зоологические учреждения, в том числе в нашей стране, считают обязательным изучение и вымершей фауны: проникая в историю современных родовых групп по крайней мере до момента их появления, они тем самым устанавливают прямую связь между нео- и палеозоологией.

В правильной оценке фактов и документов палеозоологической летописи первостепенное значение приобретает разработка представлений



о тафономии — направлении исследований, выясняющем особенности и закономерности накопления и захоронения ископаемых остатков (см. также главу 18). Основанное И. А. Ефремовым (1950) на базе классических исследований Ч. Дарвина о неполноте геологической летописи, оно в начале 60-х годов оформилось в нашей стране в самостоятельный раздел палеозоологии. Вначале оно строилось в основном на материалах по наземным позвоночным, но затем очень быстро распространилось на все разделы палеозоологии и проникло в палеоботанику. В наши дни тафономический анализ стал неотъемлемой частью любого исследования палеонтологического материала. В то же время основные силы палеозоологов все еще сосредоточены на изучении региональных ископаемых фаун и так называемых конкретных филогенезов. Однако возросшие требования к теоретическому осмысливанию материала породили, а частью возродили интерес к ряду направлений исследования, особенно характерных для палеозоологии наших дней. Укажем лишь на некоторые из них.

Выяснение скорости эволюции, в особенности вопроса о продолжительности существования вида и ближайших надвидовых категорий, помимо общебиологического интереса имеет и практическое значение для геологии, где, как известно, расчленение отложений по возрасту основано на смене видов и изменении состава фаунистических комплексов. При этом успешная разработка вопросов геохронологии позволяет и палеозоологу в ряде случаев переходить от установления относительной древности формы к абсолютным цифрам. Выяснение соотношения между дивергентной (бифуркационной) и прямой (так называемой филетической) эволюцией связано с решением вопросов о непрерывности и скачкообразности развития, об условности или безупречности границ таксономических категорий и о возможности построения единой концепции биологического вида для современных и вымерших форм. Продолжается разработка классической проблемы эволюции — соотношения индивидуального и исторического развития.

Палеонтологи деятельно участвуют в выяснении таких вопросов, как связь эволюции с крупными событиями в неживой природе прошлого (трансгрессии и регрессии, горообразование, движение материков, планетарные похолодания, изменения магнитного поля Земли и др.), изменение эволюции под влиянием деятельности человека и ряда других.

Основным принципом современной палеозоологии, сохраняющим универсальное методологическое значение, остается принцип актуализма — стремление исследователя понять прошлое через настоящее и заглянуть в будущее, опираясь на познанное прошлое.

### Охрана и преобразование фауны

XX в. с его интенсивным промышленным развитием и возросшим антропогенным давлением на природу придавал особую остроту и актуальность проблемам охраны природных богатств (см. главу 27). Особенно угрожающее положение складывалось в области фаунистических ресурсов. Капиталистическое предпринимательство несло с собой опустошение в богатейшие ценными животными районы мира.

Уже в начале века утратила значение китобойного района Северная Атлантика, где практически полностью был уничтожен знаменитый полярный кит. В северной части Тихого океана резко сократилась численность морского котика. На грани исчезновения оказались некоторые из наиболее ценных видов пушных зверей северного полушария. Возросли

масштабы истребления крупных млекопитающих Африки, некоторых эндемиков Австралии, многих видов экзотических птиц. Все очевиднее становилась необходимость в упорядочении эксплуатации фауны и в организации ее национальной и международной охраны. Именно об этом шла речь на впервые созванной в 1913 г. Международной конференции по охране природы.

Среди мер по спасению и восстановлению фаунистических богатств особое место во всех странах мира заняло учреждение охраняемых территорий — национальных парков, резерватов, заповедников, заказников. Начало этому было положено организацией известного Йеллоустонского национального парка в США (1872), благодаря которому удалось, в частности, предотвратить исчезновение как вида североамериканского бизона. В нашей стране сеть заповедников начала создаваться незадолго до Октябрьской революции, но подлинное свое развитие она получила лишь с установлением Советской власти. Заповедникам мы обязаны сохранением таких ценных видов нашей фауны, как зубр, кулан, пятнистый олень, выхухоль, восстановлением численности соболя, речного бобра, лося, сайгака и др.

Не менее важное значение в охране фауны имели меры по регламентации ее использования. Они принимались в виде законов об охоте и рыбной ловле в большинстве стран, но далеко не во всех случаях давали ожидаемый эффект. В СССР уже в первых декретах Советской власти<sup>1</sup>, подписанных В. И. Лениным, этими мерами были заложены научные принципы охраны и рационального использования охотничье-промысловых и рыбных ресурсов страны. Охрана животного мира, согласно этим принципам, не противопоставлялась его хозяйственному использованию, а понималась как система мер, направленная на повышение продуктивности охотничьих и рыбных угодий.

В научно-практическом плане вопрос о рациональном использовании ресурсов перерос в вопрос о возможностях их существенного увеличения и обогащения. Перспективы в этом отношении связывались с возможностями искусственного разведения и акклиматизации животных (см. главу 8).

Акклиматизационные работы в первые десятилетия XX в. базировались на научных основах и, как правило, преследовали крупные экономические цели. Относились они, главным образом, к рыбам и охотничье-промысловым животным. Видное место в этих работах занял Советский Союз. Еще до революции крупнейшим в мире акклиматизационным центром стала Аскания-Нова. В широких масштабах акклиматизационные работы развернулись в 20-х годах. До начала 40-х годов в СССР в общей сложности объектами переселения стали 32 вида рыб, 7 видов водных беспозвоночных (пищевые объекты рыб), 26 видов млекопитающих. Не все опыты оказались успешными, но в целом была доказана перспективность акклиматизации.

В последние десятилетия в проблеме охраны природы, в том числе ее животного компонента, выявились новые аспекты, связанные с усилением вмешательства человека в природные комплексы и растущим уровнем загрязнения среды. Если еще сравнительно недавно значительная часть проблемы могла решаться национальными средствами и лишь некоторые вопросы, такие, как охрана китов, белого медведя, некоторых видов рыб и перелетных птиц, требовали международного урегулирова-

<sup>1</sup> Декреты Советской власти, т. 1—6. М., Политиздат, 1957—1973.

ния, то в последнее время центр тяжести проблемы охраны фауны неуклонно склоняется в сторону принятия международных решений. Это в первую очередь относится к животным ресурсам Мирового океана, оказавшимся в результате все возрастающих масштабов их эксплуатации и загрязнения водной среды нефтепродуктами под реальной угрозой резкого сокращения.

Идея международного сотрудничества в области охраны природы с каждым годом становится все более популярной. Выражением этого является участие большинства стран мира в «Международном союзе охраны природы и природных ресурсов», организованном в 1948 г. по инициативе ЮНЕСКО. Советский Союз является деятельным членом этого союза.

В послевоенные годы получили дальнейшее развитие исследовательские и практические работы по преобразованию и обогащению фауны. Они велись во многих странах, но особый размах получили в Советском Союзе и в социалистических странах. Усилиями советских ихтиологов и гидробиологов достигнут ряд положительных результатов по повышению продуктивности внутренних водоемов (см. главу 9).

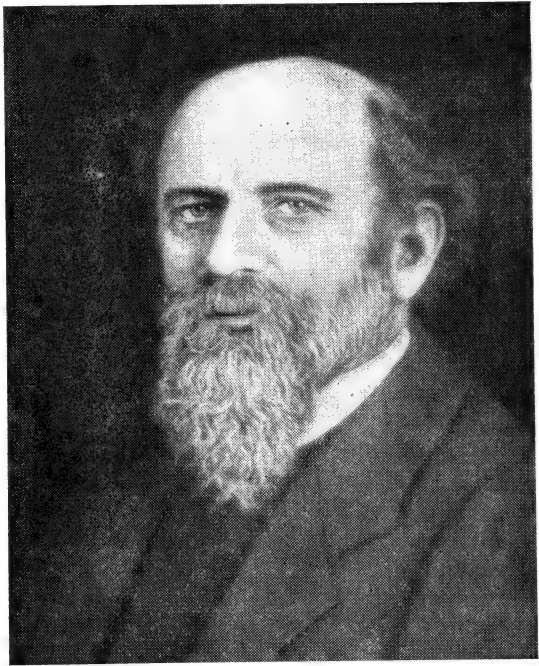
### Развитие органографии и теории цветка

Для ботанических исследований в конце XIX и в XX в. характерно дальнейшее углубление эволюционного подхода, основы применения которого в ботанике были заложены вслед за работами Ч. Дарвина В. Гофмейстером, А. Эйхлером, И. Н. Горожанкиным, В. И. Беляевым, С. Г. Навашинным и др. Английский ботаник Ф. О. Бауэр в конце XIX — начале XX в. разработал учение о спорофите как приспособлении к наземному образу жизни. Благодаря этому было выяснено, что преобладание бесполого поколения в жизненном цикле высших растений — следствие их выхода на сушу. Бауэр по-новому взглянул на морфологическую природу листа и стебля: он предположил, что оба эти органа произошли параллельно и независимо друг от друга из первоначально недифференцированной системы ветвей. К гипотезе Бауэра вскоре присоединился А. Тенсли (1908).

Немецкий морфолог К. Гебель в «Органографии растений» (1898—1901) и других работах конкретизировал взгляды В. Гофмейстера на большом числе наблюдений над жизненными циклами, чередованием поколений и функционально обусловленным морфогенезом у представителей самых различных групп растительного царства. Гебель считал, что органография, которую он представлял в виде синтеза экспериментальной и эволюционной морфологии растений, должна объяснить связь как формы с экологическими условиями, так и различных форм между собой. Он высказал также гипотезу о том, что спорангии представляют собой совершенно самостоятельные образования, не сводимые филогенетически к классической триаде органов. Эта гипотеза послужила одним из важнейших отправных моментов при развитии взглядов Бауэра, а позднее стала краеугольным камнем теломной теории.

В центре внимания морфологии растений в начале XX в. стояла проблема природы и происхождения цветка. Оживленному обсуждению подвергались две гипотезы, предложенные в самые последние годы XIX в. Первая из них, выдвинутая австрийским ботаником Р. Веттштейном, исходила из понимания цветка как разветвленного побега, боковые ответвления которого филогенетически представляют собой «первичные» цветки. Современные же цветки — это в сущности соцветия, или «ложные цветки» (отсюда название гипотезы — псевдантовая), в которые включены истинные цветки (тычинки, плодолистики). Эта гипотеза имела ряд недостатков, наиболее значительным среди которых была искусственность выведения цветка, например, лютиковых или розанных из цветка однопокровных.

Уже в конце XIX в. появились первые работы Г. Галлира и Ч. Бесси, авторы которых независимо друг от друга высказали предположение, что первичным типом цветка был цветок обоеполый с ациклическим расположением органов, с двойным околоцветником и другими характерными признаками магнолиевых и других многоплодниковых. В 1907 г. эту ги-



КАРЛ ГЕБЕЛЬ  
(1855—1932)

потезу (получившую позднее название эвантовой, ибо она кладет в основу «настоящий» цветок) поддержали палеоботаники Э. Н. Арбер и Дж. Паркин, считавшие, что цветок покрытосеменных произошел из стробила ископаемых беннеттитовых. Эти авторы разработали морфогенетическую схему эволюции цветка из стробила. Многие детали этой схемы оказались позднее неверными, но для своего времени она имела первостепенное значение, ибо давала возможность конкретизировать эвантовую теорию с точки зрения палеоботаники.

Приблизительно к 20-м годам XX в. эвантовая гипотеза происхождения цветка и связанный с ней комплекс морфологических, анатомических и филогенетических представлений получили всеобщее признание. В большинстве учебников ботаники 20—30-х годов эти представления излагаются как несомненные. Однако новые морфологические и палеонтологические исследования (открытие псилофитов в 1916 г.; трудности хронологического сопоставления беннеттитовых с примитивными покрытосеменными) требовали дальнейшего углубления эволюционной морфологии, выразившегося в создании немецким палеоботаником В. Циммерманом (1930) теломной теории происхождения органов сосудистых растений.

### Теломная теория

В основу теломной теории легло понятие теломы — цилиндрического участка тела растения, снабженного единственным сосудистым пучком, занимающим терминальное и первично вертикальное положение. Первые сухопутные высшие растения представляли собой, по мнению Циммермана, дихотомически ветвящуюся систему теломов (псилофиты). В ходе дальнейшей эволюции эта система подвергалась различного рода преоб-

разованиям, которые можно свести к немногим элементарным процессам. К ним относятся «перевершинивание» — смена главной оси, планация — расположение первично трехмерной системы теломов в одной плоскости, изгибание, сростание и редукция.

К моменту создания Циммерманом теломной теории все элементы ее фактически уже существовали. Действительно, предположения об осевой природе различных частей цветка, включая завязь и тычинки, высказывались в течение XIX в. многими ботаниками (К. Агард, А. Эйхлер, М. Шлейден, Н. Н. Кауфман и др.). О роли учения Гебеля о первичности спорангиев и гипстезы Бауэра и Тенсли о происхождении листа и стебля из системы осей уже было сказано. Не нов был и прием морфогенетического выведения цветка из первичных элементов с помощью немногих кардинальных процессов; его можно встретить у различных авторов XIX в. (И. Гёте, Дж. Генсло), хотя представление о первичных элементах у них было иное. Наконец, в гипотезах О. Линье и А. Потонье, выдвинутых в конце XIX — начале XX в., было в значительной мере предвосхищено содержание теломной теории. Так, Потонье представлял себе лист как результат сростания участков теломов, каждый из которых снабжен своим сосудистым пучком. Он назвал их колосомами. Линье допускал двоякое возникновение листьев: макрофильное — путем сростания каулоидов (элементарных осевых органов, несущих на концах спорангии) и микрофильное, при котором лист возникает как вырост на каулоиде. Нетрудно видеть, что колосомы и каулоиды в сущности соответствуют теломам. Первичным типом ветвления Потонье, как в дальнейшем и сторонники теломной теории, считал дихотомию или, точнее, изотомию, т. е. бифуркацию с полным равноправием обеих дочерних ветвей; позднее преобладающее развитие одной из этих ветвей ведет к «перевершиниванию» — смене главной оси с образованием анизотомии, симподиального и моноподиального ветвления. Если, согласно Циммерману, лист сводится к системе теломов и имеет, таким образом, осевое происхождение, то, по Потонье, наоборот, стебель имеет листовое происхождение, так как образован листовыми основаниями.

Создание теломной теории стало возможно только после того, как в конце 10-х годов XX в. были описаны ископаемые силурийские и девонские формы типа астероксилон, псилофитона, ринии или хорнеи, которые дали возможность конкретно представить себе пути перехода от водорослей к высшим сосудистым растениям. К теломной теории присоединились Ф. Бауэр, Т. Харрис, Ч. Уилсон и многие другие ботаники, а из отечественных ученых, в частности, Б. М. Козо-Полянский и Л. М. Кречетович. Основанные на ней воззрения получили название «новой морфологии».

В 40—50-е годы некоторые сторонники теломной теории стали выводить непосредственно из теломов не только листья и стебель, но и тычинки и пестики покрытосеменных, спорофиллы гинкговых и кордаитовых. Такое расширение являлось неправомерным и привело к ряду ошибочных выводов. Л. М. Кречетович, Г. Лам и другие ботаники попытались перестроить всю филогенетику высших растений «на теломных началах». Лам выделил две универсальные линии эволюции соответственно расположению спорангиев терминально на теломов или же на спорофиллах, т. е. вторично стерильных полителомных структурах. Этот принцип вел к искусственным построениям: покрытосеменные становятся бифилетическими.

Крайности «новой морфологии» подверглись критике со стороны А. Имса, а в СССР — А. Л. Тахтаджяна, Н. В. Первухиной и других,



**РИХАРД ВЕТТШТЕЙН**  
(1863—1931)

которые справедливо возражали против абсолютизации положений теломной теории. Эта критика помогла выдвинуть на первый план то ценное и обоснованное данными палеоботаники, что содержалось во взглядах Потонье, Бауэра, Циммермана и других предшественников и основоположников теломной теории.

Имели место также попытки обойти противоположность классических «фолиарных» и теломных («осевых») взглядов на природу органов цветка: делались попытки трактовать последние как образования совершенно новые, не имеющие гомологов в других группах растительного мира. Так, французский ботаник Л. Плантефоль, развивая более ранние представления В. Грегуара, считает, что спирали листовых органов продолжают включительно до чашелистиков; лепестки же и особенно генеративные органы цветка возникают из совсем иной, специальной меристемы. Однако и без таких «обходных» гипотез различие между «фолиарными» и теломными взглядами постепенно стиралось. Фактически теломная теория растворилась в обобщенных и поднятых на новую ступень фолиарных представлениях, перестав быть четко отграниченной системой воззрений. Например, французский ботаник Л. Амберже (1950), пользуясь теломной терминологией, развивает концепцию, которая по существу неотличима от классических взглядов на цветок как укороченный побег. В рамках теломной теории сохраняется возможность как для эвантовых, так и для псевдантовых представлений, но противоположность их ослаблена, так как и цветок, и соцветие получают новое истолкование. Так, Циммерман придерживается видоизмененной эвантовой гипотезы; наоборот, Амберже в своих морфологических воззрениях приблизился к псевдантовой гипотезе, принимая, что уже самый простой цветок в филогенетическом аспекте есть нечто вроде соцветия.



## Успехи анатомии растений

В области анатомии вегетативных органов важную роль сыграла почти повсеместно принятая теория туники и корпуса, предложенная в 1924 г. А. Шмидтом, взамен теории гистогенов И. Ганштейна. Согласно теории Шмидта, не существует трех строго фиксированных гистогенных слоев (дерматогена, периблемы и плеромы), дающих начало соответственно эпидерме, лубу с древесиной и сердцевине. Место двух последних слоев занимает корпус, в котором клетки делятся по всем направлениям, образуя различные ткани. Туника же, в которой клетки делятся антиклинально, дает начало эпидерме. Граница между туникой и корпусом не строго фиксирована; она может изменяться даже для одного и того же экземпляра растения на разных стадиях его онтогенеза. Эта теория оказалась более гибкой, и она стояла ближе к реальности, чем догматическая концепция гистогенов.

Американский ботаник Э. Джеффри и его последователи развили учение Ф. Ван-Тигема о стебле. Джеффри ввел понятие о листовых прорывах и о сосудистом цилиндре как целостной системе, нарушаемой лишь в местах соединения с проводящей системой латеральных органов. Работы Джеффри в области филогенетической анатомии древесины получили продолжение в трудах И. Бейли, Ф. Фроста и других американских морфологов. Последние в течение 20—30-х годов XX в. заложили основы для применения в анатомии растений корреляционно-статистического метода и построили морфогенетическую схему эволюции сосудов из трахеид. Схемы эволюции ситовидных трубок флоэмы были представлены в работах американских анатомов Л. Мак-Даниэля, О. Крафта и А. Фостера.

Для развития анатомии растений большое значение имела также деятельность школ, созданных немецкими ботаниками Г. Габерландтом, Г. Золередером (систематическая анатомия), Л. Радлькофером и С. Швенденером. В России анатомией листа и стебля травянистых растений занимались В. Р. Заленский (1904) и С. П. Костычев. Исследования последнего (1917—1921) касались утолщения стебля двудольных. Большое количество ценных работ в области анатомии вегетативных органов, а позднее также анатомии плодов и семян принадлежит В. Г. Александрову и его школе в Тбилиси и Ленинграде.

Исследования А. А. Яценко-Хмелевского, посвященные сравнительно-эволюционной, а позднее и экологической анатомии, помогли в 40—60-х годах обосновать систему высших растений А. Л. Тахтаджяна, обеспечив сочетание эволюционного подхода с онтогенетическим.

В этот же период усиливается тенденция к обобщению накопленных данных и созданию итоговых сводок по крупным таксонам. Например, в 1950 г. в Оксфорде вышла монументальная сводка К. Р. Меткафа и Л. Чока «Анатомия двудольных», в которой рассматриваются вопросы связи анатомии растений с филогенией и дается подробное описание анатомических особенностей 263 семейств двудольных растений. Позднее (1960—1961) Меткаф предпринял издание «Анатомия однодольных», построенной по аналогичному плану. Ряд сводок подобного масштаба был создан и для отдельных семейств.

Многочисленные вопросы эволюционной анатомии, морфологии и морфогении растений были представлены в работах советского ботаника К. И. Мейера. Ряд его трудов 40—50-х годов касается вопросов происхождения наземной флоры, а также листостебельного побега. При решении этих вопросов Мейер стремился учитывать влияние как внешних



ГАНС ГАЛЛИП  
(1868—1932)

(например, эволюция покровных тканей в связи с необходимостью защиты от высыхания), так и внутренних факторов (например, приспособление растений к увеличению его размеров; развитие механической ткани, дифференциация сосудистых элементов). В 40-х годах закономерности строения сосудистого аппарата высших растений были обобщены О. Н. Радкевич, а вопросы «фитомеханики» (прочности и распределения нагрузки по частям тела растения) — В. Ф. Раздорским. Большое значение в этом отношении имеет его монография «Архитектоника растений» (1955).

### Морфологические исследования

В начале XX в. внимание ботаников вновь было привлечено к проблеме построения системы жизненных форм растений. Г. Дю Рие в 1921 г. высказал мысль, что классификаций жизненных форм в зависимости от выбора критериев (например, система форм роста, типов защиты почек, периодичности развития и т. д.) может быть несколько, а потому системы А. Гумбольдта, А. Гризебаха и Р. Хульта вполне совместимы, если модернизировать их терминологию. К. Раункиер, выделяя в качестве ведущего признака положение почек в течение неблагоприятного времени года, обосновал принцип ведущей роли климата в морфогенетической эволюции растений. В СССР разносторонние исследования жизненных форм растений были проведены А. А. Урановым и представителями его школы.

В основу многих современных классификаций жизненных форм легла система Раункиера. Это относится к классификациям С. Кейна (1950) и советских ботаников М. В. Сеняниновой-Корчагиной и К. В. Станюковича, усовершенствовавших систему Раункиера применительно к растени-



КОНСТАНТИН ИГНАТЬЕВИЧ  
МЕЙЕР  
(1881—1965)

ям Ленинградской области и Средней Азии. Ж. Браун-Бранке в своей «Фитосоциологии» (2-е изд., 1951) приводит систему жизненных форм, родственную классификациям К. Раункиера и Г. Гамса. Он объединяет все возможные жизненные формы в десять групп — фитопланктон, фитоэдафон, эндофиты, терофиты, гидрофиты, геофиты, гемикриптофиты, хамефиты, фанерофиты и древесные эпифиты. И. Г. Серебряков (1952) подытожил данные по морфологии семян и проростков, формообразованию годичного побега, ветвлению побегов, а также морфогенезу корневых систем. Изложение морфологии ведется у него с учетом жизни растений в природе с последовательно онтогенетической точки зрения. Специально жизненным формам цветковых и хвойных растений посвящена другая монография Серебрякова — «Экологическая морфология растений» (1962). Автор стремился рассмотреть все возможные переходы между отдельными жизненными формами и придать классификации динамичный характер.

В области морфогенеза низших растений наиболее важные исследования были связаны с изучением специфики чередования поколений у различных групп и с разработкой новых методов прижизненной окраски. В 1904 г. американский миколог А. Блейкли на примере муконовых открыл явление гетеротализма у грибов. В это же время Р. Герпер изучил онтогенез мучноносных грибов. Он установил, в частности, факт слияния мужских ядер с женским при переходе первых же антеридиев в оогонии. Его данные были оспорены П. Данжаром и затем уточнены И. Клауссеном, установившим, что «герперовское слияние» не есть слияние в полном смысле этого слова и что оно ведет лишь к образованию дикариона.

П. Данжар и Т. Саппен-Труффи открыли у ржавчинных грибов чередование одно- и двухъядерной фаз, а также оплодотворение в телейто-

спорах. Канадский миколог Дж. Крейш (1927) обнаружил у ржавчинных грибов гетероталлизм в виде гаплоидных мицелиев двух знаков. Морфология грибов получила достаточно полное освещение в семитомной сводке канадского миколога Р. Буллера «Исследования о грибах», составленной им еще в конце 30-х годов, но опубликованной лишь посмертно, в 1958 г. Метод изложения в ней в основном описательный. Строение грибов богато иллюстрировано. В ряде случаев затронуты вопросы эволюции отдельных групп. Заслуживают упоминания также исследования, проведенные в конце 50-х и в 60-х годах английскими ботаниками Н. Робертсоном, У. Никерсоном, У. Гейбером, И. Кантино и Дж. Фолконом. Они посвящены соотношению дрожжеподобной и нитчатой фаз у некоторых грибов, цитоморфогенезу стенки спорангия и физиологическим факторам роста конидиеносцев. В 1965—1968 гг. под редакцией Дж. Эйнсуэрта и А. Сассмана вышло трехтомное руководство по грибам. Здесь морфология грибов рассматривается на всех уровнях их организации, от цитологического до макроскопического.

Исследования по морфологии водорослей проводились К. И. Мейером и его учениками в Московском университете. В частности, в 1951—1952 гг. Мейер обнаружил возможность эволюции хроматофоров от массивных центральных к тонким постенным. Отметим также, что Мейер привел в систему многочисленные данные эволюционной морфологии и в своей монографии «Морфология и систематика высших растений (архегонияльные растения)» (1947) дал стройную картину эволюции наземной флоры. Исследования по морфологии водорослей, проведенные в 50—60-е годы А. В. Топачевским, имели основной целью обоснование идеи первичности амебоидного и гетеротрофного этапа происхождения организмов. Топачевский считает установленную Мейером закономерность перемещения хроматофора в постенный слой протоплазмы доказательством того, что жгутиковые формы не были первичными. Он строил также схему ступеней морфологической дифференциации тела водорослей. Ряд работ по морфологии синезеленых водорослей был выполнен в 50—60-х годах японскими альгологами И. Умезаки, И. Йонедой и др. В том же направлении работали Г. Брингман, Г. Древич, И. Меднер, В. Никловиц, Ф. Фрич, Дж. Хопвуд, Ф. Шмиц.

Значительный интерес для разработки современных проблем эволюционной морфологии растений представила монография английского ботаника К. Уордло «Филогения и морфогенез» (1952). Автор подчеркивает необходимость постоянного сотрудничества морфологии и физиологии и уделяет особое внимание проблемам каузальной морфологии и генотипических механизмов регуляции развития. Основные идеи этой книги получили развитие в работе Уордло «Организация и эволюция у растений» (1965).

Для углубления представлений о морфогенезе и эволюционной классификации плодов много сделали советские ботаники М. Э. Кирпичников, Р. Е. Левин, С. Г. Тамамшян и др. Н. Н. Каден с сотрудниками выполнили многочисленные работы, посвященные морфологии цветка и плода покрытосеменных, особенно семейств бурачниковых, губоцветных и злаковых. Каденом поставлена задача создания карпологической системы, которая отвечала бы современному состоянию эволюционной систематики и морфологии растений.

Э. Корнер в конце 40-х — начале 50-х годов предложил своеобразную концепцию эволюции плодов, связанную с его представлениями о соматической эволюции. Прототипом плода покрытосеменных он считает колючую коробочку дурьяна. Ценность этой концепции обсуждается до насто-

ящего времени. Я. И. Проханов находил подтверждение «теории дурьяна» Корнера в наличии коробочек, содержащих всего одно семя, но нормально раскрывающихся, как у мускатного ореха, пщирыцы или конского каштана.

Л. Плантефоль (1948) выдвинул новую теорию листорасположения. Он выделяет не одну, а две и более спирали оснований листьев, переплетающиеся друг с другом и обвивающие стебель. Мутовки, по его мнению, образуются именно в результате переплетения спиралей. Например, видимость крестообразного расположения создается пересечением двух спиралей. Явление филлотаксиса изучали также Ф. Ричардс, К. Уордло, Э. Синнотт и др. Многие из них выступали против теории Плантефоля как вносящей ненужное усложнение. В настоящее время изучение филлотаксиса продолжается в нескольких направлениях: выясняется значение левой и правой закрученности листовой спирали, а также природа стимулов, определяющих формирование этой спирали в онтогенезе.

Морфологии и биологии проростков деревянистых и травянистых растений посвящены работы И. Т. Васильченко, начатые еще в 30-е годы. Они имели большое значение для проверки применимости основного биогенетического закона в ботанике.

Для большинства морфологов XX в., как зарубежных — Э. Синнотта (математические вопросы морфологии), Дж. Л. Стеббинса (роль полярности и градиентов в морфогенезе), А. Сассекса (эволюция гетероспории), К. Уэтмора, Э. Каттер, Р. Гаррисон (онтогенез побега), — так и советских (см. выше), характерен эволюционный подход, хотя в понимании роли естественного отбора и механизмов приспособительной эволюции авторы нередко расходятся. Единственное значительное исключение представляет, пожалуй, типологическая школа, наиболее крупным представителем которой является западногерманский ботаник В. Тролль. Он предлагает по существу вернуться к доэволюционной морфологии и таксономии. Такое возвращение противоречит, однако, ходу развития науки. Курс сравнительной морфологии, выпущенный Троллем еще в 30-х годах, основан на понятиях прарастения и типа как плана (принципа) строения. При этом его понимание прарастения является шагом назад даже по сравнению с И. Гёте, многие положения которого он толкует буквально. Так, он приводит рисунок двудольного прарастения в виде схемы, модификации которой дают реальные двудольные. В 50—60-е годы Тролль применил типологический подход и к учению о соцветиях. Проблемы типологии разрабатывали также Ф. Вебелинг, А. Мейстер, В. Рау и др.

Определенный интерес представляет предложенная Троллем в качестве альтернативы теломной теории цветка «пельтатная» гипотеза, стоящая в преемственной связи с классическими фоллиарными взглядами. Для объяснения природы плодолистиков покрытосеменных, отчасти их тычинок и спорофиллов архегонияльных растений Тролль прибег к понятию пельтатного (щитовидного) листа; для многих нещитовидных плодолистиков он указывает на пельтатную стадию, которую они проходят в онтогенезе.

К типологической школе близко направление исследований английского морфолога растений А. Арбер, опубликовавшей в течение 30—40-х годов ряд исследований по морфологии вегетативных органов и цветков различных групп растений (в том числе злаков и водных растений). Ее книга «Естественная философия растительной формы» (1950) вызвала оживленную дискуссию в широких кругах ботаников. Не отвергая эволюционного учения, Арбер считает, что ее данные недостаточны для обоснования сравнительной морфологии, которая должна быть вполне «автономной» дисциплиной.

Наиболее интересной частью монографии Арбер является изложенная в ней «частично-побеговая» концепция тела растения. Развивая теорию анафита — фитона, Арбер утверждает, что основной структурной единицей тела растения является побег. Последний выступает не только как таковой, но и в потенциальном состоянии — в виде «частичного побега». «Частичным побегом» является, например, лист (или каждая долька листа) и другие органы растения, для которых, согласно Арбер, характерна тенденция к переходу в «цельнопобеговое» состояние. Например, пазушная почка образуется, по мнению Арбер, из двух дорзовентральных сегментов листа, которые с помощью срастания преодолевают свою «частичность» и становятся радиальным побегом. Проявлением той же тенденции служит верхушечный рост листа на ранних стадиях его развития и радиальность листовых черешков.

В последние годы позитивная сторона гипотезы Арбер получила некоторое экспериментальное подтверждение. Так, английские ботаники Дж. Сассекс, М. и Р. Сноу показали, что если изолировать зачаток листа от верхушечной меристемы, то лист приобретает «стеблевую» радиальную структуру. Теория же происхождения пазушной почки подтверждения не получила. Недостатком гипотезы Арбер можно признать и то, что она, в конечном счете, не устраняет противоположности между латеральными и осевыми частями тела растения. Лист признается побегом, наделенным потенциальным свойством радиальности. Однако лист есть побег только в тенденции, причем эта тенденция никогда не приближается к реальному и полному осуществлению. Отсюда следует, что теория частичного побега не только не преодолевает разницы между листом и стеблем, но почти абсолютизирует ее. Устранение «классической триады» Ван-Тигема (корень — стебель — лист), сведение ее «к общему знаменателю» носит у Арбер иллюзорный характер. Существенно отметить также, что Арбер не дает своей гипотезе эволюционного истолкования, предполагая, что филогенез организмов, если он вообще имеет место, напоминает скорее не родословное дерево и не куст, а сеть с теряющимися в неопределенности связями и ячейками. Несомненно, однако, что подавляющее большинство современных исследователей стоит на эволюционных позициях и стремится выяснить конкретные направления филогенеза.

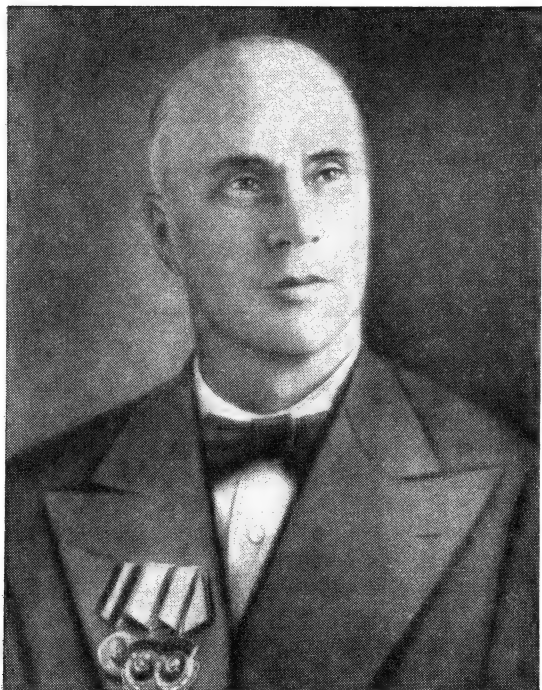
### Системы цветковых растений

В начале XX в. голландец Г. Галлир и американец Ч. Бесси выдвинули концепцию, согласно которой однодольные являются производными от двудольных, а примитивными двудольными — растения, подобные магнолиевым.

Важной поддержкой для ботаников галлировского направления явилось описание ископаемых беннеттитовых и создание Э. Арбером и Дж. Паркином эвантовой гипотезы цветка.

В Европе система Галлира, а в Америке близкая к ней по построению (но в большей мере следующая классификации Дж. Бентама и Дж. Гукера) система Бесси получили значительное распространение уже в первом десятилетии XX в., несмотря на преобладание взглядов А. Энглера. В то же время между различными направлениями в филогенетической систематике растений наметилось определенное сближение. Появляются компромиссные схемы, например классификации Н. И. Кузнецова или Р. Ветштейна. Последняя в основном близка энглеровской, но выводит однодольные из многоплодниковых двудольных. В системе Н. И. Кузнецова





**БОРИС МИХАЙЛОВИЧ  
КОЗО-ПОЛЯНСКИЙ**  
(1890—1957)

(1914) среди цветковых растений выделяются прежде всего три «класса» — Protoanthophytae, Euanthophytae pentacyclaeae, Euanthophytae tetra-cyclaeae. Собственно, это не классы, а последовательные уровни организации цветка, причем каждая из этих групп имеет полифилетическое происхождение. Кузнецов стремился примирить энглеровскую и галлировскую систематику, эвантовую и псевдантовую гипотезы: его первый «класс» включал растения наиболее примитивные, как по мнению Энглера (Monochlamydeae), так и Галлира (Polycarpicae). Первые, согласно Кузнецову, произошли от «простейших голосеменных», вторые — от беннетти-товых. Кузнецов вслед за И. Н. Горожанкиным одним из первых выделил в своей системе из цветковых растений голосеменные и справедливо отнес их к архегониальным. Этим была устранена искусственная группировка «явнобрачных», имевшаяся, например, в системе Энглера.

В противоположность системе Кузнецова, появившаяся почти одновременно с ней система другого отечественного ботаника — Х. Я. Гоби была последовательно монофилетичной и выдержанной в духе Галлира. Для пропаганды идей школы Галлира большое значение имела деятельность Б. М. Козо-Полянского, который впервые опубликовал свою систему в 1922 г. Однако в отличие от Галлира Козо-Полянский считал, что первичному типу цветковых был свойствен постепенный переход от верхушечных листьев к околоцветнику, порогами (прорастание пыльцевой трубочки через пыльцевход) и кантарофилия (перекрестное оплодотворение при помощи жуков). Порогами была выдвинута им в противовес взглядам С. Г. Навашина и Р. Веттштейна, считавших первичной халазогамией (прорастание через халазу — основание нуцеллуса). К концу 20-х годов полемика по вопросу о первичности порогами или халазогамии утратила актуальность. Оказалось, что оба эти явления, по-видимо-



му, не имеют филогенетического значения, поскольку они распространены в самых различных таксонах.

В системе английского ботаника Дж. Хатчинсона (1926) сильнее чувствуется влияние Бесси. Ценной стороной системы Хатчинсона явилось то, что он ввел в нее биологические признаки и жизненные формы, включив в обоснование указание на то, что деревья примитивнее трав (и лиан), сухопутные формы древнее водных, а многолетники — однолетников. Однако Хатчинсон сам нарушил эти принципы, предложив деление всех покрытосеменных на две филы, в одной из которых преобладают древесные, в другой — травянистые растения. Получилось, что жизненные формы деревьев и трав среди двудольных развивались параллельно и независимо. В итоге система Хатчинсона приобрела довольно искусственный вид. Так, зонтикоцветные помещены частично среди многолепестных в древесной линии, частично — среди многолепестных в травянистой линии. Розоцветные, наоборот, значатся только в древесной филе, хотя с таким же основанием, как и зонтичные, их можно было бы разбить по обоим филам. Развитием системы Бесси явились также классификации американских ботаников Дж. Шафнера (1934) и Р. Пула (1941). Последний, впрочем, в вопросе о предках покрытосеменных примкнул к кенигсбергской школе К. Меца, считая таковыми ископаемые хвойные. Вслед за Хатчинсоном он придавал большое значение вегетативным признакам (примитивные простые, вечнозеленые, сетчатонервные листья, расположенные очередно; вторичные сложные, дугонервные, а также опадающие листья, равно как и мутовчатое или супротивное расположение; деревья и лианы первичны по сравнению с многолетними травами, а последние — по сравнению с однолетниками и т. д.).

Советский ботаник М. И. Голенкин рассматривал происхождение покрытосеменных с точки зрения эволюции вегетативных органов. Пластичность последних, по мнению Голенкина, является главным отличием цветковых растений от прочих сосудистых. Аналогичные соображения одновременно с Голенкиным высказал Д. Скотт. В книге «Победители в борьбе за существование» (1927) Голенкин подчеркивал, что причиной победы покрытосеменных в борьбе за существование была их способность «выдерживать в наибольшей степени яркий солнечный свет». Эта победа дала им решающее преимущество при происшедшей в меловом периоде космической революции — увеличении яркости солнечного света. В 1937 г. Голенкин опубликовал также самостоятельную классификацию цветковых, выдержанную в основном в духе Галлира.

В XX в. исследования по систематике цветковых были углублены в методологическом отношении. В 20-х годах получил распространение серодиагностический анализ, особенно немецкой школы К. Меца, построившего серодиагностическое «родословное древо» растительного мира. Метод серодиагностики был основан на предполагаемом сходстве иммунодиагностических реакций преципитации и агглютинации антител у родственных организмов. Однако в 30-е годы было показано, что серодиагностика дает только качественную и недостаточно точную оценку; опыты К. Честера обнаружили несходную серологическую реакцию для пыльцы и листьев, для листьев и семян, для семян и корней и т. д. одного и того же растения. О. Мориц, продолживший опыты Меца, пытался ввести количественный подход, однако не смог добиться нужной специфичности реакций.

Более перспективным оказался биохимический метод С. Л. Иванова, исследовавшего в 1914—1926 гг. сходство масел, образуемых филогенетически родственными растениями, и связь биохимической эволюции с кли-

матом. Он пришел к выводу, что жирные кислоты появились у растений в тропическом поясе. По мере продвижения на север их низкомолекулярные представители исчезают и остаются только высокомолекулярные. В 30-х годах В. И. Нилов предложил биохимический критерий различия между родом и видом: для первого характерно качественное, а для второго — количественное варьирование биохимических свойств вырабатываемых веществ (см. также главу 21).

В более поздний период (40—70-е годы) развернулись исследования А. В. Благовещенского и его школы в области биохимической таксономии растений (см. главу 21). В работах М. Флоркэна, А. Н. Белозерского и других большое внимание уделяется изучению специфичности нуклеиновых кислот. Эти работы позволяют сблизить биохимическую таксономию с кариосистематикой (см. главу 10). В трудах Г. Уайтхауза, Д. Йохансена, П. Махешвари, Я. С. Модилевского, Е. С. Кордюм, В. А. Поддубной-Арнольди получил развитие эмбриологический метод таксономии (см. главу 15).

Растет стремление применять в систематике растений количественные методы. Так, в 1949 г. английский ботаник К. Спорн составил таблицу распределения 12 признаков цветка и вегетативных органов по 259 семействам двудольных. По этой таблице он нашел корреляции различных сочетаний признаков и «индексы эволюции» — числа, определяющие эволюционную продвинутость соответствующего семейства. Дж. Л. Стеббинс, пользуясь аналогичным методом, пришел к противоположному выводу о том, что для покрытосеменных первичными являются обоеполые цветки раналиевого типа, от которых эволюция идет в четырех направлениях: 1) ускорения развития, сопровождаемого различными видами редукции и слияния частей цветка; 2) приспособления к насекомопопылению — зигоморфия, нижняя завязь и т. д.; 3) приспособления к ветроопылению — редукция околоцветника, раздельнополость; 4) адаптация к различным способам распространения семян. Стало очевидным, что количественные методы сами по себе не гарантируют объективных выводов: все зависит от того, какие признаки постулируются в качестве примитивных.

В 50—60-е годы Дж. Лоу применил метод Спорна к исследованию эволюции однодольных и пришел к заключению, что система Хатчинсона дает более удовлетворительные результаты, чем система Энглера. В течение 50-х годов систему покрытосеменных с использованием количественных методов таксономии разработал И. С. Виноградов. Его классификация основана на своеобразной трактовке филогенеза. Он различает для каждой систематической группы признаки «консервативные», общие для всех ее представителей и «прогрессивные» — вновь появившиеся только у некоторых представителей группы. Метод «анализа морфологического строя», разработанный Виноградовым и его школой, позволил в значительной мере преодолеть противоречия, к которым пришла количественная таксономия. По определению Виноградова, семейства с преобладанием прогрессивных признаков имеют «гетероморфное» строение. В ходе эволюции роды выравниваются по основному характеристикам, и семейства становятся «гомоморфными» с преобладанием консервативных признаков.

В течение 60-х годов «анализ морфологического строя» получил подтверждение при построении систем отдельных семейств (лютиковых, колокольчиковых, жимолостных, маковых, норичниковых и др.). В то же время в некоторых отношениях он был усовершенствован. Оказалось более целесообразным перейти от балловой оценки, сохраняющей элемент субъективности, к непосредственному подсчету признаков и вычислению

коэффициентов общности между родами, семействами и т. п. Для этого были предприняты попытки создания программ и машинной обработки данных. Было показано, что процесс в сторону гомоморфности, т. е. специализации на базе выравнивания признаков, не влечет затухания филогенеза, поскольку может в определенных условиях сменяться морфологической эволюцией, восстанавливая свою пластичность. В целом математические методы таксономии ведут к углублению результатов обычной систематики.

В современный период учебные и научные руководства по систематике цветковых составляют почти исключительно на основе принципов Галлира—Бесси. Венгерский ботаник Р. Шоо (1953) выводит покрытосеменные из анцестральных форм политопно, но монофилетически. Эта точка зрения достаточно типична для современных филогенетических систем. Ее разделяет англичанин Р. Пул, система которого (1941) представляет собой усовершенствованную систему Бесси с учетом признаков вегетативных органов, а также американский филогенетик Л. Бенсон (1957), стремящийся отобразить в своей схеме степень различия между семействами с помощью расстояний между их символами на горизонтальной проекции кроны «родословного дерева». В руководстве по систематике И. Л. Портера (1959) для двудольных принята схема Бесси, а для однодольных — Хатчинсона. Последнее, очевидно, связано с тем, что однодольных не коснулось проводимое Хатчинсоном искусственное деление на древесную и травянистую филы. Учение о первичности многоплодниковых принято в стереотипных изданиях немецкого «Учебника ботаники для высших школ» Р. Хардера с сотрудниками (28-е издание вышло в 1962 г.) и в «Руководстве по систематической ботанике» М. Шадефо и Л. Амберже (1960), хотя последние авторы склоняются к признанию примитивности также и сережкоцветных. Система однодольных, разработанная японским ботаником Я. Кимура (1956), также основана на классификации Хатчинсона. Кимура считает, что *Liliiflorae* непосредственно происходит от *Protohelobiae* и являются предками остальных однодольных. Следует отметить систему двудольных американского исследователя А. Кронквиста. Он полагает, что все двудольные произошли от *Ranales*, но примерно половина порядков связана с *Ranales* не непосредственно, а через *Dilleniales*. При построении системы Кронквист широко использовал эмбриологические и анатомические признаки.

Ряд оригинальных попыток построения целостной филогенетической системы покрытосеменных был предпринят в послевоенные годы в СССР. Первой из них был набросок филогенетической системы А. А. Гроссгейма, опубликованной в 1945 г. Согласно Гроссгейму, цветок прошел эволюцию от исходного типа *Protoanthophyta* (описываемого Гроссгеймом согласно принципам системы Галлира—Козо-Полянского) через промежуточную стадию *Mesanthophyta* (характеризуется фиксированным и небольшим числом членов каждого из пяти кругов цветка, синкарпным гинецеем, двойным околоцветником) до уровня *Euphsanthophyta* (в отличие от предыдущей стадии завязь нижняя, околоцветник может быть вторично простым, кругов четыре).

В течение 40—60-х годов систему цветковых растений разработал А. Л. Тахтаджян. Ее первый вариант был опубликован в 1942 г. В основу классификации им положены структурные типы гинецея; наиболее примитивными среди покрытосеменных признаются *Ranales*. В более поздней системе Тахтаджяна, опубликованной в книге «Эволюция покрытосеменных» (1959, на немецком языке), во внимание приняты данные не толь-

ко морфологии в узком смысле, но также биохимии, палинологии и других наук, и в систему внесен ряд изменений, не нарушающих ее общего построения. Самым примитивным среди цветковых растений значится порядок Magnoliales. На русском языке система Тахтаджяна была опубликована полностью в книге «Система и филогения цветковых растений» (1966). Здесь также имеются уточнения в положении отдельных порядков, отчасти в соответствии с предложением, внесенным автором совместно с В. Циммерманом и А. Кронквистом, изменена номенклатура в сторону большей последовательности (отдел Magnoliophyta вместо Angiospermae, класс Magnoliatae вместо Dicotyledones, класс Liliatae вместо Monocotyledones и т. д.). Во введении автор стремится формулировать эволюционный процесс у растений в терминах теории управления и теории игр (см. главу 29), представить его как пример адаптивного поведения самоподдерживающихся систем.

Тахтаджян считает, что «простота» организации цветка однопокровных является типичным примером вторичной упрощенности. Уже в схеме 1942 г. он разбивает однопокровные по самым различным эволюционным ветвям: Salicales выводит из Theales, Fagales и Urticales — из Hamamelidales. Эта точка зрения была подтверждена анатомическими исследованиями А. А. Яценко-Хмелевского (1947) и палинологическими данными Л. А. Куприяновой (1964), которая пришла к выводу, что сходство порядков однопокровных является результатом конвергенции (приспособление к ветроопылению).

### Теория вида у высших растений

Помимо систем, объемлющих все цветковые или все высшие растения в целом, было опубликовано немало работ, посвященных классификации отдельных таксонов более низкого ранга и теоретическим вопросам систематики покрытосеменных (см. также главу 17).

В. Л. Комаров начал разработку теории вида у растений еще в первые годы XX в. Первоначально он, противопоставляя вид расе, считал последнюю основной единицей эволюционного процесса. В 1908 г. он пришел к отождествлению вида с вполне сформировавшейся расой и к определению вида в пяти основных аспектах: 1) форма (внешняя и внутренняя морфология); 2) биохимия и физиология; 3) экология и география; 4) генетика и «стойкость наследственных свойств»; 5) историко-эволюционный аспект.

Согласно более поздним представлениям Комарова, сформулированным в итоговой работе «Учение о виде у растений» (1940), линнеевский вид представляет собой совокупность истинных, гораздо более мелких видов, четко локализованных географически и объединяющихся в ряды. Впрочем, метод видовых рядов применялся Комаровым и прежде, в частности в монографии о роде *Сагана* (1908). Еще раньше, в середине и второй половине XIX в., его использовали непосредственные предшественники Комарова — А. А. Бунге и К. И. Максимович.

Н. И. Вавилов также считал, что линнеевский вид представляет сборную единицу. Однако он делал противоположный вывод: надо не упразднить линнеевский вид и не заменять его серией мелких «видов», а трактовать как систему, выделяя внутри него сложные и переходящие один в другой комплексы субвидовых единиц. В результате экспериментальных и полевых исследований нескольких сотен видов культурных растений Вавилов (Ленинская премия, 1926) к концу 20-х годов XX в. разработал

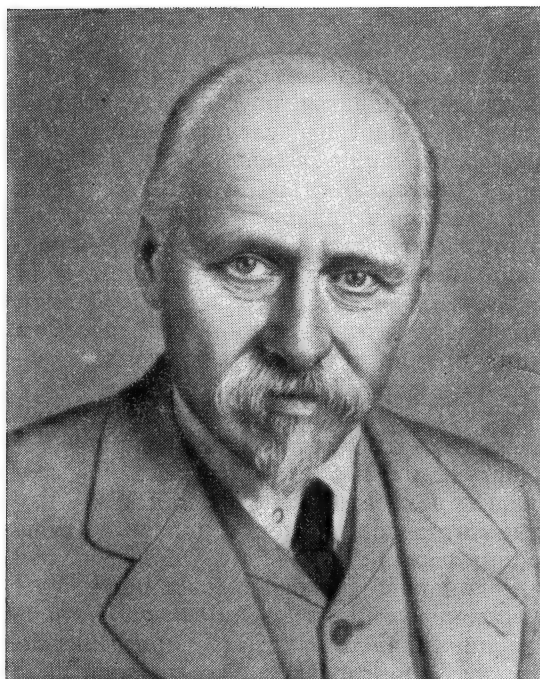
понятие о виде как о пространственно-временной и морфофизиологической системе, дифференцированной генетически и экологически и находящейся благодаря отбору в динамическом взаимодействии со средой. Генетическая структура линнеевского вида определяется, по Вавилову, открытым им в 1920 г. законом гомологических рядов в наследственной изменчивости. Согласно этому закону, различные виды объединяются в параллельные ряды, в каждом из которых повторяются одни и те же серии признаков. В результате получается некоторая аналогия с периодической таблицей Д. И. Менделеева. Закон гомологических рядов имеет непосредственную историческую связь с положением Дарвина, согласно которому «члены одного и того же класса, хотя и связанные только отдаленным родством, унаследовали так много общего в их строении, что способны под влиянием сходных побуждающих причин и изменяться сходным образом»<sup>1</sup>.

В свете приведенного высказывания Дарвина понятно, что закон гомологических рядов нельзя абсолютизировать и что он проявляется тем более четко, чем с более сходными организмами мы имеем дело. В частности, уже к видам одного семейства, как показали исследования М. Г. Попова (1928—1929), закон гомологических рядов применим далеко не всегда. Например, к роду *Cicer* ближайшими являются *Vicia* и *Ononis*, и хотя некоторые признаки («радикалы») одинаково характеризуют параллельные виды этих родов (например, однолетнему *Cicer cuneatum* соответствует по габитусу и жизненному циклу *Vicia calcarata*, приземистым ползучим формам типа *Chamaecicer* и *Nano-Polycicer* гомологична *Vicia ecirrhosa*), для других «видовых радикалов» параллелизм отсутствует. При этом очень маловероятно, чтобы они были обнаружены в будущем среди *Cicer*, *Vicia* или *Ononis*, поскольку эти роды достаточно изучены.

В случае же более близких родов, а тем более видов одного рода или разновидностей одного вида, закон гомологических рядов нередко дает возможность предсказывать свойства новых, еще не обнаруженных в природе форм. Так, найдя на Памире в 1917 г. безязычковую мягкую пшеницу, Вавилов сделал предположение о наличии безязычковых форм и у других злаков. Вскоре эти формы действительно были обнаружены в сходных условиях обитания у твердой и карликовой пшеницы, а также у кукурузы, овса, проса, ржи и риса. Н. П. Кренке в конце 20-х годов успешно применил закон гомологических рядов к формам, возникающим в результате мутаций.

Поднимался также вопрос о том, является ли происхождение видов исключительно монофилетическим или бывают случаи полифилетического и соответственно полиотопного (в разных местах) возникновения. Французский ботаник Ж. Брик и немецкий ботаник Г. Гамс допускали полиотопное происхождение высокогорных растений Южной Европы. Аналогичные соображения в 30-х годах относительно высокогорной флоры Индонезии высказывал голландский ботаник К. Ван-Стенис, который считал, что один и тот же равнинный вид, переходя в удаленных одно от другого местах на высокогорные участки, может независимо и многократно развиваться каждый раз в один и тот же новый вид. Канадский географ растений Г. Холм в 1922 г. высказался за признание независимого происхождения некоторых видов одновременно в Европе и Северной Америке. Вероятность гибридогенного происхождения других видов была показана Г. Ваннером, Г. Гамсом, А. Эрнстом и др. Впрочем, некоторые исследо-

<sup>1</sup> Ч. Дарвин. Соч., т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 617.



**ВЛАДИМИР ЛЕОНТЬЕВИЧ  
КОМАРОВ**  
(1869—1945)

ватели в этот период явно преувеличивали роль гибридизации, усматривая в ней основной способ эволюции растений.

Согласно представлениям голландского ботаника Я. Лотси, опубликовавшего в 1916 г. книгу «Эволюция посредством гибридизации», все современные линнеевские виды — это реликты более широких комплексов, возникших путем скрещивания. Борьба за существование ведет не к возникновению новых видов, а лишь к вымиранию старых и элиминации отклонений («стандартизирующий отбор»). Не только виды, но и порядки и даже классы, по мнению Лотси, возникли посредством гибридизации. Аналогично мнение Э. Андерсона (1934), высказавшего предположение, что покрытосеменные могли произойти в результате отдаленной гибридизации между древними хвойными или гинкговыми, с одной стороны, и гнетовыми, с другой. Законченную теорию эволюции покрытосеменных путем гибридизации дал М. Г. Попов (30-е годы). По его мнению, они произошли не от гнетовых и не от беннеттитовых как таковых, а в результате уникальной отдаленной гибридизации гнетовых и беннеттитовых, давшей одновременно «веер расщепления» — почти все ныне живущие семейства цветковых.

Для теории микроэволюции и тесно связанной с ней внутривидовой систематики большое значение имеет введение к пятому тому «Флоры Малайского архипелага» Я. Ван-Стениса (1957), где автор подошел к учению о виде с точки зрения исследователя тропической флоры, работающего со специфическим материалом и в исключительных условиях. Интересна классификация, даваемая Ван-Стенисом фенотипической изменчивости. Он выделяет онтогеноморфоз, тератологоморфоз, анемоморфоз, гидроморфоз, фитоморфоз, зооморфоз, антропоморфоз и другие варианты изменчивости, в которых действуют соответственно онтогенетические, те-



патологические факторы, ветер, избыточное увлажнение, растения-паразиты, животные, человек и т. д.

Многие советские ботаники, продолжая исследования Комарова и Вавилова, также исследовали проблемы вида и рода у высших растений. Среди них назовем таких ученых, как Е. Г. Бобров, В. П. Бочанцев, И. Т. Васильченко, В. И. Грубов, М. Э. Кирпичников, И. А. Линчевский, С. Ю. Липшиц, А. Л. Тахтаджян, Б. К. Шишкин и С. В. Юзепчук, изучавшие различные проблемы, связанные с объемом вида и с системой внутривидовых категорий. В своих работах они углубили и критически проанализировали метод рядов Максимовича — Комарова, а также учение Вавилова о виде как системе.

### Системы низших растений

Таксономическое изучение низших растений отчасти в связи с улучшившимися методами и техникой, отчасти в связи с их возросшим практическим значением в XX в. сильно продвинулось вперед. Что касается появившихся в начале века микологических классификаций, то они строились под большим влиянием более ранних систем А. де Бари и О. Брефельда. Примером может служить классификация в «Естественных семействах растений» А. Энглера—К. Прантля, посвященных грибам, а также системы Г. Тейсена и Г. Сидова. В системе Э. Фишера (1912) все грибы, кроме несовершенных, делятся на *Phycomyceteae*, *Ascomyceteae* и *Basidiomyceteae*. Преимуществом этой системы перед более ранними классификациями было то, что автор включил в класс *Ascomyceteae typicae* порядок *Plectascineae*, а в класс *Autobasidiomyceteae* — порядок *Plectobasidieae*, впервые установленные в 1893 г. И. Шрётером для тех сумчатых и базидиальных грибов, у которых соответственно сумки и базидии разбросаны в толще паренхимы, а выраженный гимениальный слой отсутствует.

В 1907 и 1912 гг. все созданные до тех пор классификации грибов проанализировал французский ботаник П. Вюйемен. Он различал среди грибов две основные филогенетические линии — *Phycomycetes* и *Eumycetes* (собственно грибы), каждая из которых имеет монофилетическое происхождение. Вюйемен наметил также возможные филогенетические связи в пределах отдельных групп грибов, а также между грибами и водорослями.

Оригинальную систему грибов и других низших растений предложил в 1916 г. Х. Е. Гоби. С ней сходна система А. Г. Генкеля (1923), который, однако, в отличие от Гоби и, видимо, правильно полагал, что группы *Pseudopodiata*, *Ciliata*, *Flagellata* и *Bacteriata* эволюционировали не параллельно, а как генетически связанные.

В работах Э. Геймана и Г. Гуин-Вона (20-е годы) систематика грибов рассматривалась преимущественно в свете данных цитологии. Цитоморфологический метод применен также в монографиях американских микологов Ч. Тома (по аспергиллам — 1926, по пенициллам — 1930) и несколько позже К. Б. Рейпера (по аспергиллам).

В 1931 г. вышла монография американских микологов Ф. Клементса и К. Шири «Роды грибов». Если в 1909 г. было известно 2909 родов грибов, то к 1931 г. их число превысило 5000. Клементс и Шир предприняли попытку дать также естественную систему грибов в замену устаревшей классификации П. Саккардо. Однако оба они не считали грибы в целом естественной группой и склонны были трактовать их происхождение полифилетически.



Большое количество работ по таксономии грибов было выполнено в нашей стране. И. Л. Сербинов в начале XX в. изучал эволюцию и таксономию важной в филогенетическом отношении группы хитридиевых грибов. Он доказал, что *Mixochitridineae* и *Micochitridineae* представляют две самостоятельные группы, не имеющие друг с другом ничего общего по онтогенезу и происхождению. Позднее некоторые уточнения в систему И. Л. Сербинова были внесены А. А. Ячевским. Из русских и советских авторов, занимавшихся филогенией и систематикой грибов, можно упомянуть также К. Е. Бенуа, А. С. Бондарцова, Н. Н. Воронихина, П. Н. Головина, Л. И. Курсанова, Р. А. Зингера, Н. А. Наумова и В. Г. Траншеля. В отечественной литературе возобладала точка зрения монофилетического происхождения грибов. Ее придерживались Х. Я. Гоби, Л. И. Курсанов, А. А. Ячевский, П. Н. Головин и другие исследователи. Л. И. Курсанов (1933 и позднее) отверг представление Э. Геймана о развитии базидиальных грибов из сумчатых, отдав предпочтение мнению О. Брефельда о параллельном развитии обоих классов. Курсанов подверг сомнению традиционное разделение базидиомицетов на протобазидиомицеты и аутобазидиомицеты, унаследованное от Брефельда.

В ряде работ была затронута также внутривидовая систематика грибов, в области которой исследования начали проводиться уже в конце XIX в. (И. Эрикссон). Внимание некоторых исследователей привлекала амплитуда изменчивости у грибов. Значительную трудность вызвала проблема критериев вида. Чтобы обойти ее, Р. Сиферри (1932) выдвинул предложение выделять виды на основаниях (морфологических, физиологических или биохимических) и затем добавлять к биноминалу — номенклатурному названию вида — сокращенное обозначение соответствующей категории. На практике это предложение не привилось. Исследователи продолжали описывать виды по всей совокупности признаков. В некоторых работах рассматривались проблемы вида и видообразования у отдельных групп грибов (Р. А. Зингер — по базидиомицетам, У. Снайдер и Г. Хансен — по *Fusarium*).

А. А. Ячевский в «Основах микологии» (1933) предпринял попытку применить закон гомологических рядов Вавилова для определения, какие еще неописанные формы грибов (вплоть до уровня родов) могут существовать и быть обнаружены. Для этого он рекомендовал выписывать признаки известных грибов по сводке П. Саккардо и обращать внимание на клетки, которые в получившейся при этом таблице остались незаполненными. В. Г. Траншель (1939), следуя Н. И. Вавилову, предложил рассматривать вид у грибов (прежде всего у ржавчинных) как систему или текущий процесс. Процессы видообразования у паразитных грибов он ставит в тесную связь с аналогичными процессами у растений-хозяев, признавая наличие как морфологических, так и биологических видов грибов (биологическими признаются те виды, которые при данном уровне знаний не могут быть различимы морфологически и определяются своей специализацией к хозяину).

В 50-х годах Дж. Лоддер, Н. Круген-ван-Рей и другие исследователи показали, что дрожжи не могут считаться естественно очерченной группой. В эти же годы канадский миколог Д. Савайл установил, что предками ржавчинных грибов были паразитические грибные организмы, жившие на вайях папоротников и имевшие дикариотический мицелий. Ему также удалось построить убедительную схему филогенеза базидиомицетов, основанную на принципе происхождения гомобазидиомицетов от организмов, близких к паразитическим аурикуляриевым. В 1965 г. Савайл выступил

с обзором возможных взаимосвязей между группами грибов, а американский миколог Дж. Рейпер — с гипотезой их эволюции. Савайл указал, в частности, что связующим звеном между фикомицетами и аскомицетами являются, вероятно, паразитические организмы, подобные *Protomyces* или *Endomycetales*, что исключает происхождение аскомицетов от флоридей.

Рейпер пытается построить схему эволюции грибов, исходя из данных физиологии и цитологии. облигатный сапрофитизм грибов и широкое распространение паразитизма среди их примитивных представителей подтверждает, по мнению Рейпера, гипотезу Савайла о происхождении грибов от паразитических предков. При этом наиболее важным моментом эволюции грибов Рейпер считает возникновение фазы дикариона, а также несовместимости мицелиев при отсутствии морфологической дифференциации. Американский миколог Э. А. Бесси в исследовании «Морфология и таксономия грибов» (1950) включает в систему грибов миксомицеты и выводит различные группы грибов из разножгутиковых водорослей, точнее от хлорофиллоносных организмов, не достигших еще уровня жгутиковых и лишенных оболочек.

Развитие систематики водорослей в XX в. началось с опубликования в 1914—1931 гг. их подробной классификации, разработанной чешским ботаником А. Пашером. Его система опиралась на идею происхождения всех водорослей от жгутиковых и на объединение водорослей в параллельные линии эволюции по специфическим пигментам. Амебоидные организмы по сравнению со жгутиконосными, так же как гетеротрофные по сравнению с автотрофными, Пашер считал вторичными. Однако, с этой точки зрения, например, животные могли произойти только из амебоидных форм, предварительно подвергшихся регрессивному (по сравнению с окрашенными флагеллатами) развитию. Эта и прочие непоследовательности в системе Пашера в дальнейшем подверглись критике.

Значительную ценность представляет «Руководство по альгологии» (1938), созданное П. Данжаром и охватившее все группы водорослей. Аналогичные руководства были опубликованы в 20—30-х годах Ф. Ольтмансом, Г. Смитом и Ф. Фричем.

Среди исследователей синезеленых водорослей ведущее место занимает советский ботаник А. А. Еленкин, начавший свои исследования в 1908 г. Классификация этой группы вплоть до родов, устранившая многие искусственные моменты более ранних систем, была опубликована Еленкиным в трехтомной монографии «Синезеленые водоросли СССР» (1936—1949). Выяснению филогенетических связей синезеленых водорослей посвящены также работы К. И. Мейера, Н. Н. Воронихина, а из зарубежных ботаников — Л. Гейтлера и ряда японских альгологов (К. Окамура, Й. Йонеда).

Широтой подхода отличались работы Л. И. Курсанова, который наряду с упомянутой уже системой грибов разработал классификацию водорослей. Она изложена в «Курсе низших растений» Л. И. Курсанова и Н. А. Комарницкого, который вышел в 1945 г. третьим переработанным изданием и до настоящего времени остается важнейшим пособием. В нем Курсанов доказывает, что зеленые водоросли филогенетически связаны с вольвоксовыми, а диатомовые — с «флагеллатоподобными» предками, что особенно ясно на примере *Centricae* (наличие зооспор). Бурые водоросли также связываются со жгутиковыми, но более отдаленно, чем, например, зеленые. Их развитие шло от общих предков типа хризомонадовых двумя параллельными линиями, одна из которых характеризуется интеркаляр-

ным, другая верхушечным ростом. Общим для обеих линий остается тенденция к мощному развитию спорофита и подавлению гематофита.

Для красных водорослей, у которых нет подвижных стадий, Курсанов затрудняется указать непосредственных предшественников, но сходство их пигментов (фикоцианин, фикоэритрин) с пигментами синезеленых водорослей, также лишенных подвижных стадий, заставляет его постулировать для обеих этих групп общих отдаленных предков. Системы Пашера и Курсанова имели большое теоретическое и педагогическое значение, но в них, как и в других по замыслу филогенетических классификациях описываемого, да и более позднего периода, оставалось большое число неясностей и противоречий. Это относится к классификациям как низших, так и высших растений.

Ряд неудач филогенетических классификаций и несогласие их авторов между собой стимулировало попытки построения нефилогенетических систем. Такой была, например, «динамическая система» японского ботаника Б. Хаяты (1931), с точки зрения которого построение системы зависит от того, какой признак выбран для классификации. По гаметофитам среди мхов выделяются, с одной стороны, Anthocerotales, Jungermanniales и Bryales, а с другой — Andraeales, Bryales, Sphagnales. Наоборот, по спорофитам выделяется группа из Andraeales, Anthocerotales и Sphagnales. По признаку наличия или отсутствия хлорофилла выделяются группы водорослей и грибов; если же исходить из строения органов размножения, то вместо этих двух групп придется выделить, например, следующие четыре пары, в каждой из которых первый порядок относится, по общепринятым представлениям, к водорослям, а второй — к грибам: Protococcales — Archimycetes, Vaucheriales — Oomycetes, Conjugatae — Zygomycetes, Rhodophyceae — Ascomycetes. По другим признакам и по строению других органов можно построить иные объединения, а значит, получить и иные системы. Цветковые растения, по мнению Хаяты, также могут быть расположены в некоторой многомерной «периодической системе».

В. И. Полянский (1939) высказал мнение, что факты, приводимые Хаятой, укладываются в дарвиновский «принцип аналогичных изменений», согласно которому общие (хотя бы отдаленно) наследственные задатки побуждают имеющих их обладателей под влиянием сходных условий среды развиваться в сходном направлении. Следует отметить, что ближе к правильному описанию тех же фактов подошел Вавилов в своем «законе гомологических рядов». Даже если бы схема Хаяты охватила всю совокупность явлений гомологической изменчивости, то вопрос о филогенезе растений этим нисколько не был бы снят. Никакая таксономическая многомерность не уничтожает одномерной направленности реального времени и эволюционного процесса. В итоге Хаята фактически не ввел никакой новой классификации растений, и положительное таксономическое содержание его системы совпадает с системой А. Энглера, которую он только попытался привести, по его выражению, «в динамическое состояние».

Значительный размах получили также исследования по проблеме вида и видообразования в альгологии. Попытка обосновать внутривидовую систематику одноклеточных водорослей с помощью серологической диагностики была предпринята в 1916 г. Р. Лиске.

Особое внимание привлекла проблема полиморфизма водорослей. В многочисленных работах Р. Шода (1913 и позднее) было показано наличие внутри видов зеленых водорослей мелких константных форм, выявляемых в культуре. Согласно Шода, эти формы возникают благода-

ря мелким мутациям, имеющим ортогенетическую направленность и следующие параллельными линиями. Данные, аналогичные результатам Шода, для десмидиевых получил М. Лефевр, опубликовавший книгу «Экспериментальные исследования полиморфизма и тератологии у десмидиевых» (1939). Он собрал в ней большое число данных по модификации различных частей клетки этой группы водорослей — оболочек, вакуолей, пиреноидов и т. п. — и пришел к выводу, что полиморфизм свойствен среди десмидиевых только небольшому числу генетически неустойчивых видов. Лефевр попытался охарактеризовать степень полиморфизма различных видов также с количественной стороны. Аналогичным подходом несколько позже воспользовался ирландский ботаник Дж. Смолл, определявший частоту распределения признаков среди диатомовых. Попытку дать классификацию всех водорослей предпринял в 1941 г. английский ботаник В. Чапман, но филогенетические связи между разными группами остались в его классификации невыясненными.

Заслуживают упоминания также многочисленные работы по систематике синезеленых водорослей (преимущественно океанических), выполненные в 50—60-х годах японским альгологом П. Умезаки. В области макро-систематики этой группы он исходит из воззрений Ю. Сакса и Р. Веттштейна. В таксономии харовых водорослей выделяются работы американских ботаников Р. Вуда и Дж. Аллена (микросистематика и филогенез) и французского ботаника Р. Корийона, опубликовавшего крупные сводки по европейским представителям этой группы.

Важный вклад в построение системы низших растений внесли советские исследователи. Заслуживают упоминания такие коллективные монографии, как «Флора споровых растений СССР», начавшая издаваться в 1952 г., «Флора споровых растений Казахстана» (1956—1973), «Определитель низших растений», выпущенный в 1953—1960 гг. под редакцией Л. И. Курсанова. Материалы по альгологии севера европейской части СССР, собранные до начала издания «Флоры споровых растений СССР», составили особый коллективный труд — «Флору водорослей континентальных водоемов Европейского Севера СССР». С 1951 г. стал также выходить многотомный «Определитель пресноводных водорослей СССР». В дополнение к этим капитальным сводкам в 1945—1946 гг. в СССР была начата разработка систематики и флористики современных и ископаемых диатомовых водорослей СССР. Уже в 1949—1950 гг. был опубликован трехтомный «Диатомовый анализ», систематическая часть которого включает более 2500 видов и разновидностей. Дальнейшее исследование этой группы продолжали А. П. Жузе, О. Г. Козлова, О. П. Короткевич, А. И. Прошкина-Лавренко и др.

Исследования по систематике синезеленых водорослей, начатые А. А. Еленкиным и его школой, продолжил К. И. Мейер. Его филогенетическая система синезеленых водорослей (1952) до сих пор считается многими альгологами наиболее удачной. Мейер занимался также вопросами классификации низших растений в целом. Он указал, в частности, на необходимость ликвидации таких устаревших таксономических объединений, как *Flagellatae* и *Algae*.

В 40—50-х годах для низших растений также разрабатывалась проблема вида. В. И. Полянский показал реальность вида у низших водорослей, несмотря на широкую амплитуду их морфологической изменчивости. Он пришел к выводу о применимости к низшим водорослям географических и экологических критериев вида. Н. Н. Воронихин и В. И. Полянский обсуждали вопрос о «клональных видах» у водорослей и о внутривидовом

полиморфизме. Воззрения Воронихина могут быть сопоставлены с представлениями Вавилова о линнеевском виде как системе. В противоположность этому ирландский ботаник Дж. Смолл выдвинул тезис о возникновении новых видов водорослей в результате однократных мутаций. В подтверждение этого взгляда он ссылался на отсутствие ископаемых форм, переходных между современными видами диатомовых водорослей. В настоящее время подобная отрицательная аргументация большинством исследователей считается неправомерной.

Применимость вавиловского учения о виде к водорослям доказываются многочисленными работами Воронихина и других авторов, вскрывшими наличие у водорослей параллельных рядов изменчивости, напоминающих гомологические ряды Вавилова. Наличие таких рядов было обнаружено Р. Шода, М. Лефевром, О. Бергом, И. А. Киселевым и другими авторами. Однако параллельные ряды изменчивости могут быть истолкованы (что и делают некоторые исследователи, в частности, В. И. Полянский) не только как «гомологические» ряды в пределах вида-системы, но и в свете учения о виде Комарова, т. е. как филогенетические серии видов; кстати, Лефевр, Шода, Берг и Киселев считали, что ряды состоят из мелких видов.

В. Ф. Купревич (1949) изучал специфику вида у гетеротрофных и автотрофных растений. По его мнению, одно из важнейших отличий между ними заключается в том, что у первых критерии вида в основном физиологические, а у вторых — морфологические. С ним солидарны В. И. Полянский (1958) и П. Н. Головин (1960). Последний показал, что мелкие подразделения грибов различаются главным образом физиологически; при этом он подчеркнул неравноценность видов грибов, являющуюся, в частности, следствием еще недостаточной изученности условий, их жизни в естественной среде.

### География растений

Для географии растений первой половины XX в., так же как и для систематики, характерен филогенетический подход при непрерывно возрастающей экологической конкретизации. В развитии экологической географии растений в конце XIX — первой четверти XX в. первостепенную роль сыграли труды немецкого географа растений А. Шимпера и особенно датского ботаника Е. Варминга, выделившего четыре основных экологических типа растительности Земли — гидрофиты, ксерофиты, мезофиты и галофиты. В этот же период продолжались исследования Дж. Гукера, О. Друде, А. Энглера и других фитогеографов.

Историческая география растений развивалась в начале XX в. трудами немецких ботаников К. Гребнера, Л. Дильса, Г. Сольмс-Лаубаха. Важное значение имели работы швейцарского фитогеографа К. Шретера, предложившего классификацию факторов, влияющих на распространение растений (геогенные, климатогенные, биогенные, антропогенные и филогенетические) и австрийского ботаника А. Гинцбергера по экологической и исторической географии растений. Появились также многочисленные попытки связать данные географии растений с геологическими и геофизическими гипотезами о прошлом Земли, в частности с гипотезой пендуляции (качания земной оси) П. Рейбиша — Г. Симрота (1914) и с гипотезой перемещения материков А. Вегенера (1922). Английский ботаник Дж. Уиллис разработал гипотезу о связи (пропорциональности) возраста таксона и площади его ареала. Хотя впоследствии было обнаружено много исключе-

ний из этого положения, оно во многом сохраняет свое значение до настоящего времени.

В России А. Н. Краснов развил концепцию происхождения современного растительного покрова вследствие редукции третичных тропических флор из-за постепенного похолодания и появления таких приспособлений, как почки, листопадность, сокращение жизненных циклов. Как и многие русские ботаники, Краснов уделил большое внимание также вопросам происхождения степной растительности и причинам безлесия степей. Д. И. Литвинов, изучивший третичную и послетретичную эволюцию степей и других типов растительности Европейской России, развил «реlictовую гипотезу», выделив в современной флоре элементы, оставшиеся от более ранних геологических эпох.

Сочетание филогенетического и исторического подходов получило отражение в трудах советского фитогеографа М. Г. Попова. Его флорогенетический метод уже достаточно четко изложен в монографии «Род *Ciseg* и его виды» (1928—1929). Ареал *Ciseg* лежит, согласно Попову, в пределах установленной им Древнесредиземноморской области, где в конце миоцена был распространен недифференцированный комплекс *Vicia* — *Ciseg* — *Ononis*, гибридизационные процессы в котором дали начало роду *Ciseg*. В равной мере и возникновение всех цветковых растений Попов связывал с Древним Средиземноморьем, где, по его мнению, произошла отдаленная гибридизация гнетовых и беннеттитовых. К этой гипотезе близки воззрения, развитые некоторыми английскими фитогеографами (Э. Андерсон и др.). Дж. Л. Стеббинс, не допуская такой «сверхгибридизации», признает, что на начальных этапах эволюции цветковых различия между семействами были выражены гораздо слабее, чем теперь, и возможности гибридизации были соответственно шире.

Некоторые исследования сочетали фитогеографическую проблематику с кариосистематической. Так, в работах А. П. Соколовской и О. О. Стрелковой (конец 30-х годов) было показано, что виды, прошедшие длинный путь миграции, характеризуются высокими хромосомными числами; виды же с первично ограниченным ареалом обычно имеют малое число хромосом.

Продолжалась также работа по составлению сводок региональных флор, определителей и т. д. Следует отметить, в частности, многочисленные издания английского ботанического сада в Кью, второе издание «Естественных семейств растений» А. Энглера и К. Прантля, начатое в 1925 г., «Флору Судана» (1929) А. Ф. Брауна и Р. Массии, а из отечественных работ — «Флору Московской губернии» (1906—1914) Д. П. Сырейщикова, «Флору Кавказа» (1928—1934) А. А. Гроссгейма, сводку по равнинному (Центральному) Казахстану Н. В. Павлова (1928—1938). В 1934 г. под руководством В. Л. Комарова было начато издание полной «Флоры СССР», сыгравшей важную роль в развитии мировой систематики и географии растений. 30 томов этого издания до настоящего времени остаются незаменимым пособием для советских и зарубежных ботаников. Многие из региональных ботанических сводок имели важное значение и для развития таксономии. Это отчасти связано с тем, что в современный период систематика растений широко применяет также географический или, точнее, географо-морфологический метод, позволяющий характеризовать таксоны с пространственно-временной точки зрения.

В 1944 г. посмертно вышла «Историческая география растений (история флор земного шара)» советского систематика и фитогеографа Е. В. Вульфа. Все дальнейшие исследования, затрагивающие таксономи-



ческие проблемы фитогеографии, в той или иной мере базируются на этом капитальном труде, систематизировавшем огромное количество данных по истории флоры всех областей Земли и давшем им динамическое освещение. Синтезировав палеонтологические и неонтологические данные, Вульф изучил основные этапы развития дотретичных флор и развил конкретное представление о третичной флоре, видоизменениями которой и являются флоры, покрывающие земной шар в современный период. Особенно полно охарактеризовано им развитие флоры Средиземноморья. Он поставил перед географией растений задачу всестороннего исследования деятельности человека, которую считал самым мощным современным преобразующим фактором. Столь же фундаментальными следует признать работы М. Г. Попова, разработавшего ботанико-географическую концепцию истории растительного мира Древнего Средиземноморья. Для определения таксонов низшего ранга Попов подчеркивал роль экологических критериев.

Развитие географии растений в послевоенный период, как и раньше, во многом определялось потребностями хозяйства, но наряду с этим все большее значение приобретали исследования, связанные с охраной природы. В теоретической фитогеографии появились новые направления, связанные, в частности, с изучением географии уже не отдельных видов, а целых видовых комплексов и особенно растительных группировок. Сторонники этого подхода стремятся дать географии растений прочное фитоценологическое обоснование и создать классификацию растительности, сочетающую геоботанические и фитогеографические принципы.

Географо-морфологический и экологический подходы проявились и в ряде исследований по систематике низших и споровых растений. Типичными примерами могут служить сводка французского биолога Ж. Ожье (1966), охватывающая почти 900 видов мхов, или труды регионально-флористического направления, например конспект европейских мхов и опыт монографии рода *Vrius*, созданные чешским ботаником Й. Подперой, «Введение в флору печеночных мхов Польши» (1958) Й. Швейковского и т. д. Все подобные исследования способствуют географической конкретизации филогенетической системы растений.

Для водорослей эта задача была поставлена и отчасти выполнена чешским альгологом К. Ондрачком, а из советских исследователей — В. И. Полянским. Ряд вопросов филогенеза низших растений в связи с их географическим распространением затронут и в работах польского ботаника В. Шафера. Его «Основы общей географии растений» (1952) построены на эволюционной основе и развивают принципы ботанико-географической классификации, выдвинутой Энглером и Дильсом. Определенное значение для филогенетической классификации имеют также «Принципы распространения растений» (1954) Г. Вальтера, «Общая география растительности» (1961, русский перевод 1966) И. Шмитхюзена и «Естественная география растений» (1964) Г. Глисона и А. Кронквиста. Особо следует отметить «Географию цветковых растений» (1947) английского ботаника Р. Гуда, который пытается количественно охарактеризовать различные флоры и флористические области, рассматривая их как результат и одновременно фактор эволюции таксонов. В частности, в качестве важной филогенетической характеристики таксонов он рассматривает число видов в роде, родов в семействе и т. д. Следует упомянуть также «Основы распространения растений» (1949) Г. Вальтера, развивающие основные мысли его более раннего «Введения в общую географию растений» (1927), касающиеся генезиса флор, переработку «Географии растений» Л. Дильса, произведенную Ф. Матуком (1958), «Естественную



географию растений» (1969) Г. Глисона и А. Кронквиста. В «Основах общей географии растений» польского ботаника В. Шафера (2-е издание, 1952) основное внимание уделено экологической и исторической географии растений; предложено также новое деление «растительных царств» земного шара на «союз тропических и субтропических царств» и «союз голарктических царств» с последующей более дробной классификацией. Отправным пунктом для этого деления послужила классификация Л. Дильса (1929). Существенный вклад в экологическую географию растений внесли также труды И. Г. Серебрякова, П. А. Генкеля и Е. П. Коровина.

Было проведено большое количество исследований по выяснению ареалов отдельных растений и закономерностей их строения. На их основе А. И. Толмачевым (1962) была разработана общая теория ареалов.

\* \* \*

В целом развитие ботаники показывает, что такие классические отрасли, как морфология, систематика и география растений, отнюдь не утратили своего значения, а продолжают интенсивно развиваться в наши дни. Материал этих дисциплин по существу неисчерпаем. Даже систематикам предстоит описать еще много неизвестных видов, не говоря уже о необозримом количестве более мелких наследственно закрепленных единиц. Большие задачи, связанные с привлечением данных биохимии, молекулярной биологии и многих других биологических дисциплин, стоят перед филогенетической систематикой растительного мира. В наибольшей степени это касается вопросов филогении низших и споровых растений. Перед морфологией открываются еще более широкие горизонты, ибо она помимо всего материала систематики включает самостоятельные проблемы (морфогенез, жизненные формы, соматическая эволюция и т. д.), в разработке которых сделаны пока только первые шаги.

В то же время ботаника приобретает все более широкое практическое значение как для смежных биологических наук, так и для прикладных областей знания. Уже сейчас уровень исследований в области медицинской (лекарственные растения, препараты и т. д.) и сельскохозяйственной биологии в отношении таксономической и морфологической четкости значительно повысился; в ближайшие десятилетия можно ожидать еще более широкого применения результатов и методов «описательной» ботаники в самых разнообразных областях, включая космическую биологию и проблему Мирового океана. В то же время и ботаника черпает из смежных дисциплин новые методы и проблематику. Достаточно напомнить влияние химической периодической системы Д. И. Менделеева на формулировку «закона гомологических рядов изменчивости» Н. И. Вавилова или развитие математической таксономии в связи с успехами статистики и теории вероятности.

Огромный прогресс современной ботаники по сравнению с XIX и даже началом XX в. не должен закрывать того факта, что ее проблематика теснейшим образом преемственно связана с вопросами и теориями, выдвинутыми классиками ботанической науки. Так, теломная теория коренится в воззрениях (правда, еще чисто умозрительных) О. Линне и А. Потонье; нынешние филогенетические построения восходят к гипотезам об эволюционных связях растений А. Энглера и Г. Галлира. Благодаря многовековым традициям и одновременно, если можно так выразиться, исключительной «приспособляемости» систематика, морфология и география растений продолжают оставаться той основой, которая сохраняет и сохранит свое значение на всем протяжении существования биологии.

## Глава 3. ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

### Основные направления и тенденции развития

На рубеже XIX и XX столетий и в первые десятилетия XX в. в физиологии были сделаны важные открытия и сформулированы новые ключевые идеи, определившие возникновение новых направлений физиологического исследования и новых областей науки. Таковы физиология высшей нервной деятельности, эндокринология, витаминология.

Важнейшими завоеваниями физиологии начала XX в.<sup>1</sup> можно считать открытие условных рефлексов, установление закономерностей интегративной деятельности нервной системы и процессов координации в спинном мозгу, выяснение механизмов рефлексорной регуляции положения тела в пространстве, открытие гормонов, витаминов, медиаторов, обнаружение роли ионов в протекании многих физиологических процессов, доказательство наличия химической (гуморальной) регуляции функций.

На основе перечисленных открытий и большого сравнительно-физиологического экспериментального материала в первой половине XX столетия сложились широкие теоретические концепции, характеризующие идейный уровень и общую направленность физиологических исследований. Первоочередными задачами физиологов стало изучение функций целостного организма, выяснение их регуляции и саморегуляции, исследование эволюции физиологических процессов, раскрытие механизмов, составляющих основу сложных актов поведения, анализ взаимосвязи и взаимобусловленности физиологических функций и обмена веществ и энергии.

С большой силой убежденности о необходимости исследования функций целостного организма говорил И. П. Павлов, называвший такое исследование синтетическим и противопоставлявший его аналитическому изучению отдельного органа или какого-либо процесса. Разумеется, синтетический, в павловском понимании, подход к изучению процессов жизнедеятельности целостного организма не отрицает и не умаляет значения чисто аналитических исследований функций отдельных органов, тканей и клеток; более того, он опирается на эти исследования и требует их дальнейшего расширения, дополняя их более глубоким пониманием физиологических явлений. Для исследования целостного организма, находящегося в естественных условиях, требуются совершенно иные методы по сравнению с теми, которые используют для изучения функций отдельных органов и тканей. Так, вивисекционная методика оказывается для этих целей уже недостаточной.

Методы хронического экспериментирования с применением хирургической техники вошли в обиход физиологических лабораторий в конце XIX столетия. Сущность их состоит в том, что животному делают определенную хирургическую операцию и затем после его выздоровления приступают к различным опытам. Подобная техника эксперимента поз-

<sup>1</sup> Развитие основных проблем физиологии во второй половине XX в. отражено в главе 11.

воляет изучать в течение длительного времени функции здорового животного, находящегося в нормальных для него условиях существования. Методы физиологической хирургии в основном заключаются в создании искусственного доступа к внутренним органам (фистульная методика), удалении отдельных органов (методика экстирпации) для последующего наблюдения того, что организм при этом потерял, изменении условий иннервации (методика денервации и шивания нервов) и кровоснабжения (методика сосудистых анастомозов).

Большую пользу физиологии целостного организма в первой половине XX в. начали оказывать некоторые инструментальные методики, например электрокардиография — запись электрических явлений, связанных с работой сердца, электроэнцефалография — запись электрической активности головного мозга, электромиография — регистрация электрических явлений в мышцах и др. Их применение не связано с нанесением исследуемому животному или человеку какой-либо травмы, изменяющей нормальное протекание физиологических процессов.

В XX в. трудами физиологов и биохимиков была раскрыта важная роль в объединении, согласовании и регуляции функций организма некоторых химических соединений, образующихся в отдельных органах, тканях и клетках и переносимых кровью к другим органам, тканям и клеткам, которые под их воздействием резко изменяют свою жизнедеятельность. Было установлено, что характерными особенностями этих химических соединений являются: высокая физиологическая активность (способность в ничтожно малых количествах резко изменять процессы жизнедеятельности), специфичность места образования (они образуются лишь в определенных органах, тканях и клетках в процессе обмена веществ), относительная специфичность действия (обладают относительно постоянным присущим им влиянием на физиологические процессы).

В результате открытия химического взаимодействия в организме представления о регуляции функций претерпели значительные изменения. Оказалось, что имеются два механизма регуляции — нервный и гуморальный (от латинского слова *humor* — жидкость). Это противоречило взглядам, господствовавшим в XIX в., которые четко сформулировал К. Бернар: «В высокоразвитых организмах большинство жизненных процессов находится под влиянием одной только нервной системы»<sup>1</sup>.

Установление наличия в организме гуморальной, в частности гормональной, регуляции поставило вопрос о ее связи с нервной системой. По этому вопросу на протяжении первой половины XX в. высказывались различные точки зрения. Мнение о независимости гормональной регуляции от нервной системы отстаивал французский физиолог Э. Глей, сформулировавший концепцию об автономии желез внутренней секреции по отношению к нервной системе (исключение, по мнению Глея, составляет только хромоаффиновая ткань надпочечников, секретирующая адреналин под непосредственным влиянием чревных нервов). Другие физиологи считали, что гуморальная регуляция целиком подчинена напрямую нервному контролю и пытались доказать наличие секреторной иннервации эндокринных желез. Для обеих этих точек зрения характерно резкое противопоставление нервного и гуморального механизмов регуляции, непонимание их истинных связей и взаимодействий.

На протяжении первых 30—40 лет XX столетия было установлено,

<sup>1</sup> *Cl. Bernard. Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France. Paris, 1867, p. 204.*

что влияния, осуществляемые нервной системой, и действие физиологически активных веществ, образующихся в организме, представляют собой взаимодействующие звенья общего механизма регуляции функций. В результате сложилась концепция нервно-гуморальной регуляции, которая, не отрицая принципа нервизма, вместе с тем расширила представления, легшие в основу этого принципа, дополнив их данными о химическом взаимодействии клеток организма.

При изучении регуляции функций обнаружилось, что относительное постоянство внутренней среды организма и некоторых жизненно важных процессов (это явление У. Кеннон обозначил в 1932 г. термином «гомеостаз») поддерживается благодаря процессам саморегуляции функций. Это открытие имело большое принципиальное значение.

Многочисленными исследованиями было установлено, что саморегуляция в целостном организме является результатом взаимосвязи между регулируемым органом и регулирующим аппаратом. При этом была выяснена важная роль находящихся в скелетных мышцах проприорецепторов (Ч. Шеррингтон, Р. Гранит<sup>1</sup>) и располагающихся во внутренних органах и сосудистых рефлексогенных зонах висцерорецепторов (Г. Геринг, К. Гейманс, В. И. Черниговский). Эти рецепторы сигнализируют центральной нервной системе о состоянии рабочих аппаратов; приходящие от них импульсы вызывают реакции, направленные на поддержание постоянства регулируемого физиологического параметра.

В XX в. внимание физиологов начали значительно больше привлекать проблемы фило- и онтогенетического развития физиологических функций организмов. Это явилось, с одной стороны, причиной, а с другой стороны — следствием расширения исследований в области сравнительной и возрастной физиологии. Были изучены функции органов, тканей и клеток позвоночных и беспозвоночных животных разных классов и видов и исследованы изменения основных жизненных процессов на разных этапах индивидуального развития. Возникли такие разделы физиологии, как физиология насекомых, рыб, птиц и т. п. Были опубликованы солидные руководства по сравнительной физиологии. Правильная трактовка всего этого материала могла быть дана лишь с позиций дарвинизма.

В XX столетии физиологические знания получили еще более широкое практическое применение. Так, открытия витаминов и гормонов оказали большое влияние на клиническую медицину, ветеринарию и животноводство. Открытие групп крови К. Ландштейном в 1901 г. (Нобелевская премия, 1930) стало основой столь важного для медицинской практики мероприятия, как переливание крови. В нашем столетии сформировалась как особая дисциплина физиология труда. Задачами ее являются физиологическое обоснование рациональной организации труда, разработка рекомендаций по повышению его производительности и борьбе с утомлением. Для этого в разных странах созданы специальные институты и лаборатории, тесно связанные с производством.

### **Борьба материализма и идеализма в физиологии**

Физиологические исследования целостного организма и механизмов регуляции и саморегуляции, изучение видового и индивидуального развития функций и в особенности создание физиологии высшей нервной деятель-

<sup>1</sup> За раскрытие механизмов зрительных явлений Р. Граниту совместно с Х. Хартлайном и Дж. Вальдом была присуждена в 1967 г. Нобелевская премия.

ности — все это вместе и каждая из этих проблем в отдельности — поставили исследователей перед необходимостью философского осмысливания богатого фактического материала.

В XX столетии большинство физиологов стояло на материалистических позициях. Многие из них стихийно или сознательно пришли к диалектико-материалистическому мировоззрению. Об этом прямо говорят некоторые передовые западные ученые. Так, К. Х. Уоддингтон, упоминая об итогах рассмотрения некоторых принципиальных вопросов теоретической биологии, заявил: «... Общая система представлений, которая начинается вырисовываться... в определенной степени близка к марксистской диалектической философии»<sup>1</sup>.

Наряду с широким признанием правильности материалистического мировоззрения в физиологии, особенно в начале столетия, имелись попытки утвердить идеалистическое понимание жизненных явлений. Часть физиологов стала на путь признания существования нематериального фактора, обуславливающего процессы жизнедеятельности, который, по выражению немецкого ботаника И. Рейнке, «...глумится над всеми попытками объяснить жизнь физическими и химическими процессами»<sup>2</sup>.

Наиболее активно эксплуатировалась виталистами проблема целостности организма, включающая вопросы роста и развития, дифференциации частей и их регенерации после повреждения. Откровенно идеалистический характер носили взгляды Я. Иксюля, Э. Риньяно и Р. Лилли. Последний, будучи автором многих экспериментальных исследований, разработал упрощенную модель нервного проведения в виде пассивированной железной проволоки. Лилли утверждал, что целостность организма, его развитие и вся совокупность основных жизненных явлений обусловлены наличием в организме нематериального управляющего импульса психической природы, или «направляющей тенденции», или «творческого интегрирующего фактора». Действие этого фактора, импульса или тенденции, согласно мнению Лилли, индетерминировано.

Среди различных трактовок проблемы целостности организма внимание биологов и физиологов привлекли концепции, получившие название органицизма<sup>3</sup>, или иначе, организмические концепции. В различных их вариантах выявились идеалистические, позитивистские и механистические тенденции. Лишь медленно пробивало себе дорогу последовательное диалектико-материалистическое рассмотрение проблемы целостности организма как в специально физиологическом, так и в общебиологическом плане.

Виталистическим концепциям и идеалистическим толкованиям целостности и развития организма противостояли выступления ряда физиологов и биохимиков, которые стремились материалистически (хотя и не всегда последовательно) объяснить наиболее сложные проблемы биологии и общей физиологии. В этом отношении важную роль сыграли работы Дж. Г. Паркера, Ч. Херрика, Г. Дженингса, И. П. Павлова, А. А. Ухтомского, Н. Е. Введенского. Они доказывали принципиальную познаваемость биологических явлений и их детерминированность материальными процессами, происходящими как в самом организме, так и во внешней среде. Ори-

<sup>1</sup> На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М., «Мир», 1970, стр. 8.

<sup>2</sup> И. Рейнке. Сущность жизни.— В сб. «Сущность жизни». Под ред. В. А. Фаусека. СПб., 1903, стр. 6.

<sup>3</sup> Термин «органицизм» ввел английский физиолог Дж. С. Холдейн в книге «Организм и среда» (1917).

гинальное решение проблемы предложил Э. С. Бауэр (1935), считавший, что своеобразие жизненных явлений может быть объяснено принципом устойчивого неравновесия, которое поддерживается процессами обмена веществ и требует постоянной затраты энергии живым организмом.

Выступая против витализма, некоторые физиологи резко критиковали и механистические концепции. Например, Дж. С. Холдейн в 1924 г. писал: «Механистическая теория жизни теперь отброшена и должна занять место в истории как пройденная фаза развития биологии. Но физиология не возвращается назад к витализму, который тормозил ее развитие и от которого она избавилась в последнее столетие»<sup>1</sup>. Холдейн (1934) возражал против возможности объяснения всех явлений жизни физическими законами, утверждая, что «биология является отраслью знаний, отличной от физических наук», что в организмах действуют свои специфические закономерности.

Среди физиологов первой половины XX в. были и приверженцы махистской философии и физиологического идеализма, которых подверг уничтожающей критике В. И. Ленин<sup>2</sup>. Так, в начале столетия немецкий физиолог М. Ферворн пропагандировал разновидность берклеанской философии, названную им психомонизмом. Отрицая объективную реальность внешнего мира, он утверждал, что «телесный мир — это только содержание души»<sup>3</sup>. Он же отстаивал неправомочность причинного объяснения явлений действительности, подменяя его кондиционализмом.

Для обоснования идеализма Ферворн и некоторые другие физиологи продолжали использовать сформулированный И. Мюллером «закон специфической энергии органов чувств», в котором видели, по словам физиолога Г. Бунге, «точную основу всякой идеалистической философии»<sup>4</sup>.

Размежевание приверженцев материалистического и идеалистического мировоззрений особенно четко выявилось в понимании проблем физиологии высшей нервной деятельности и поведения животных и человека. Здесь на одном полюсе находились И. П. Павлов, его ученики и последователи в СССР и его сторонники в странах Западной Европы и США, развивавшие последовательно материалистические взгляды. На другом полюсе находились физиологи-идеалисты. Многие из них были сторонниками дуализма, отрицавшего материальное единство мира, отрывавшего психическое от физиологического, сознание от мозга.

И. П. Павлов рассматривал мысль как функцию мозга и признавал единство физиологического и психического. «...Сознание, — отмечал он в 1913 г., — представляется мне нервной деятельностью определенного участка больших полушарий...»<sup>5</sup>. Он подчеркивал, что объясняет процессы, происходящие в мозгу, «чисто физиологически, чисто материально, чисто пространственно»<sup>6</sup>. Павлов с удовлетворением указывал, что его «работа все время держится на прочном, материально-фактическом фундаменте, как во всем остальном естествознании, благодаря чему поистине неудержимым образом накапливается точный материал и чрезвычайно ширится горизонт исследования»<sup>7</sup>.

Еще в 1906 г. Павлов предвидел, что развитие и распространение

<sup>1</sup> Дж. С. Холдейн, Дж. Г. Пристли. Дыхание. М.—Л., Биомедгиз, 1937, стр. 9.

<sup>2</sup> В. И. Ленин. Полн. собр. соч., т. 18, стр. 322.

<sup>3</sup> М. Ферворн. Речи и статьи. М., 1910, стр. 24.

<sup>4</sup> Г. Бунге. Учебник физиологии человека, т. 2. СПб., 1905, стр. 9.

<sup>5</sup> И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. III, кн. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 247.

<sup>6</sup> Там же, стр. 338.

<sup>7</sup> Там же, стр. 280.

материалистического понимания центральной философской проблемы «сознание и мозг», встретит противодействие со стороны нейрофизиологов, стоявших на идеалистических позициях. Это предвидение оправдалось.

Ч. Шеррингтон, внесший большой вклад в нейрофизиологию, в конце своей жизни опубликовал книгу, насыщенную теологией и мистицизмом<sup>1</sup>. Игнорируя данные физиологии, психологии и психиатрии, он пытался доказать отсутствие связи между физиологической деятельностью мозга, с одной стороны, сознанием и мышлением — с другой. Шеррингтон писал: «Могут ли быть найдены в головном мозгу какие-нибудь нервные процессы, радикально отличные от таковых в других отделах нервной системы?». И отвечал, что «в тех областях мозга, которые коррелятивно связаны с сознанием, невозможно ни микроскопически, ни физически, ни химически обнаружить каких-либо существенных отличий от областей, где такая связь существует»<sup>2</sup>. Это утверждение Шеррингтона противоречит современным ему методически безупречным наблюдениям нейроморфологов (О. Фогта и др.), установивших наличие в коре мозга человека цитоархитектонических полей, отсутствующих у антропоидов. По мнению Шеррингтона, человек «неодолимо раздвоен» на телесное и бестелесное; мозг как часть тела не может быть органом сознания; сознание независимо от мозга. Душа (сознание), заявляет Шеррингтон, возникает *ex nihilo* (из ничего).

Взгляды Шеррингтона и его последователей подверглись резкой критике со стороны И. П. Павлова, Л. А. Орбели и многих других ученых, справедливо отмечавших, что мировоззрение физиологов-идеалистов идет вразрез с их научными поисками. Идеалистическим заблуждениям и примитивной ограниченности механистического мировоззрения противостоит методология диалектического материализма. К признанию основных ее положений приходит все большее число естествоиспытателей.

### Физиология высшей нервной деятельности

Впервые успешные попытки изучения высших отделов центральной нервной системы осуществили в начале XX века И. П. Павлов, Ч. Шеррингтон, Р. Магнус и их последователи. Они детально исследовали рефлекторную функцию различных отделов центральной нервной системы.

К изучению деятельности больших полушарий головного мозга И. П. Павлов приступил после исследований функций пищеварительных желез. Столкнувшись с явлениями «психического» сокоотделения у собак, он заинтересовался физиологическими механизмами этих явлений. При этом он решил исследовать их объективными методами, отказавшись от объяснения понятиями, заимствованными из человеческой психологии. К анализу явления «психического» сокоотделения пищеварительных желез, происходящего под влиянием связанных с приемом пищи раздражений, Павлов подошел с позиции учения о рефлексах. Им был открыт новый вид рефлекторных реакций — условный рефлекс — и тем самым чрезвычайно расширены рамки рефлекторной теории. Павлов показал, что существуют два вида рефлексов — безусловные и условные. Первые являются врожденными: они могут быть обнаружены у всех животных данного вида на том или ином этапе их онтогенеза; вторые — индивидуально приобретенные, они вырабатываются при определенных усло-

<sup>1</sup> Ch. Sherrington. Man on his nature. London, 1946.

<sup>2</sup> Там же, стр. 312.



виях в результате жизненного опыта у отдельных животных. Условные рефлексы у высших животных осуществляются при участии коры больших полушарий головного мозга. Они возникают на основе временной связи между участками, воспринимающими условное раздражение, и первыми центрами безусловного рефлекса.

Согласно взглядам Павлова, «временная нервная связь есть универсальнейшее физиологическое явление в животном мире и в нас самих. А вместе с тем оно же и психическое — то, что психологи называют ассоциацией, будет ли это образование соединений из всевозможных действий, впечатлений или букв, слов и мыслей»<sup>1</sup>.

Павловым и его многочисленными учениками и сотрудниками во всех деталях была изучена феноменология условнорефлекторной деятельности. Ими были открыты законы образования, протекания и угасания условных рефлексов. Важную роль в деятельности коры больших полушарий Павлов придавал процессу торможения. Он описал различные проявления торможения, способствующие более точному и совершенному приспособлению организма к изменчивым условиям существования. В дальнейшем на основе существовавших общих нейрофизиологических представлений в павловских лабораториях были изучены распространение возбуждения и торможения в коре больших полушарий и взаимодействие этих процессов. Исследования простых и сложных временных связей и процессов кортикального торможения, осуществляемого высшими отделами центральной нервной системы, раскрыли механизмы анализа и синтеза раздражений. В результате оформилось представление о высшей нервной деятельности как деятельности аналитико-синтетической. Были установлены типы высшей нервной деятельности и найдены критерии для их различия.

Раскрыв законы образования условных рефлексов и функционирования коры полушарий головного мозга, Павлов обратился к изучению патологии высшей нервной деятельности. Вначале эти исследования проводились на лабораторных животных, а затем были перенесены в психиатрическую клинику.

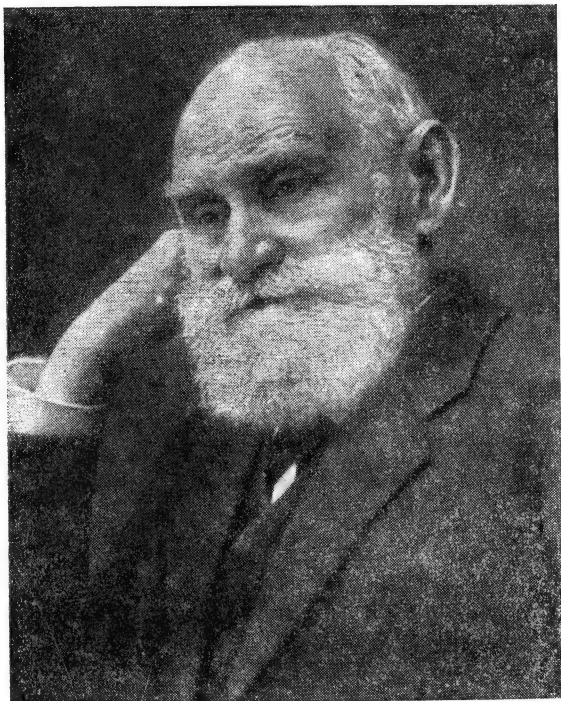
При переходе в исследовании высшей нервной деятельности от животных к человеку встал вопрос о ее специфических особенностях. Такой особенностью у человека является развитие речи и наличие двух сигнальных систем. Первая сигнальная система является общей для животных и человека. Благодаря ей осуществляются восприятие корой больших полушарий различных внешних сигналов, их сочетание с безусловными рефлексами, формирование временных связей и, как следствие, образование условных рефлексов. Вторая сигнальная система, связанная с речью, свойственна человеку. Согласно взглядам Павлова, слово представляет для человека реальный условный раздражитель, сигнализирующий самые различные внешние и внутренние раздражения, воспринимаемые корой больших полушарий. Специфичность второй сигнальной системы заключается в том, что речевые сигналы «...представляют собой отвлечение от действительности и допускают обобщение, что и составляет наше лишнее, специально человеческое, высшее мышление...»<sup>2</sup>. Открытие Павловым законов функционирования коры больших полушарий мозга — важнейшее завоевание физиологической мысли, получившее широкое признание во всем мире.

В экспериментах Павлова основным показателем условнорефлектор-

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. III, кн. II, стр. 325.

<sup>2</sup> Там же, стр. 232—233.

**ИВАН ПЕТРОВИЧ  
ПАВЛОВ**  
(1849—1936)



ных реакций была преимущественно секреция слюнной железы. Другими исследователями были изучены условные рефлексы, осуществляемые скелетной мускулатурой и внутренними органами. Так, В. П. Протопопов (1909) в лаборатории В. М. Бехтерева изучал двигательные условные рефлексы на звуковые раздражители. К. М. Быков и ряд других физиологов установили возможность условнорефлекторного изменения функций многих внутренних органов и таким путем доказали влияние коры больших полушарий на их деятельность.

### **Учение о координации функций центральной нервной системы**

Одновременно с разработкой учения об условнорефлекторной деятельности коры больших полушарий головного мозга были проведены фундаментальные исследования функций низших отделов центральной нервной системы, явившиеся дальнейшим этапом в изучении рефлексов и основных физиологических процессов, происходящих в спинном мозгу и мозговом стволе. Первостепенное значение в этом отношении имели работы Ч. Шеррингтона (Нобелевская премия, 1932).

Основными объектами исследований Шеррингтона были спинномозговые рефлексы сгибания, разгибания и почесывания. Им было показано, что элементарная реакция нервной системы — так называемый «простой рефлекс» — является интегративной реакцией, характеризующейся взаимодействием множества нервных элементов и перестройкой внутрицентральных взаимоотношений. Согласно Шеррингтону, при осуществлении любого рефлекса нервная система функционирует как целое. Это

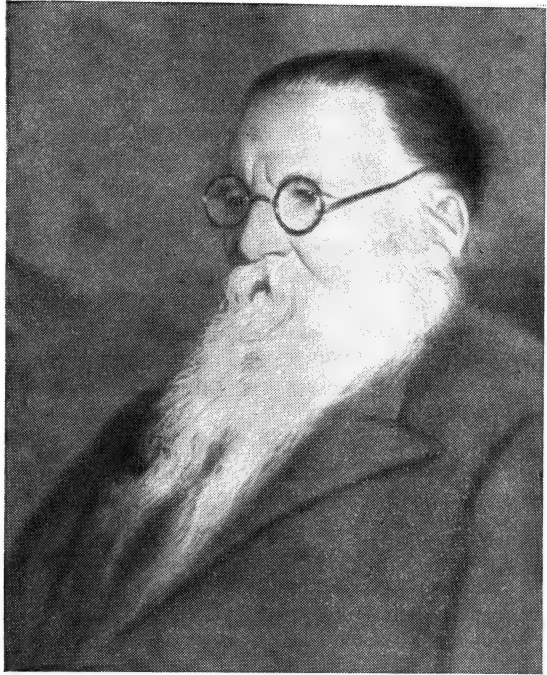


ЧАРЛЗ ШЕРРИНГТОН  
(1857—1952)

связано с тем, что при каждом рефлексе происходят многообразные явления координации. Простейший случай координации — согласование деятельности отдельных нейронов, обеспечивающее соответствие рефлекторного ответа силе раздражения. Более сложные проявления координации находят свое выражение в объединении рефлекторных реакций в единый акт поведения, обусловленный определенной последовательностью рефлексов. Изучение процессов координации занимало центральное место в научном творчестве Шеррингтона.

Шеррингтоном были изучены особенности проведения возбуждения в рефлекторной дуге и установлены такие факты, как одностороннее проведение и задержка проведения в синапсе (этот ныне общеупотребительный термин введен Шеррингтоном); на большом числе примеров показано значение торможения в рефлекторной деятельности спинного мозга; подвергнуто подробному анализу обнаруженное И. М. Сеченовым явление суммации возбуждений; показано существование аллиированных (союзных) — взаимоусиливающих и взаимоослабляющих (антагонистических) — рефлексов; открыты явления облегчения рефлексов, конвергенции, окклюзии, отдачи и спинальной индукции; описано состояние дегенерационной ригидности; предложено объяснение спинального шока; дана классификация рецепторов на проприо-, экстеро- и интерорецепторы; сформулированы общие принципы функционирования центральной нервной системы — принцип реципрокной (сопряженной) иннервации мышц антагонистов и принцип общего конечного пути.

Шеррингтон воспитал большую плеяду исследователей. К их числу принадлежали такие видные нейрофизиологи, создавшие собственные направления в науке, как Р. Магнус, А. Денни-Броун, Дж. Т. Лиддел, Дж. Экклс, Г. Кушинг, Дж. Фултон, У. Пенфильд, Р. Гранит и др.



АЛЕКСЕЙ АЛЕКСЕЕВИЧ  
УХТОМСКИЙ  
(1875—1942)

Важное значение для раскрытия явлений координации рефлекторных реакций имело учение А. А. Ухтомского (1923; Ленинская премия, 1931) о доминанте.

Он, в частности, доказал, что координация обеспечивается не только постоянными, фиксированными анатомическими связями и реципрокными взаимоотношениями центров, но и теми динамичными отношениями, которые складываются по ходу рефлекторной реакции и которые определяются состоянием нервных центров, зависящим от предыдущих и поступающих в данное время афферентных импульсов и гуморальных раздражений. Под влиянием этих раздражений в центральной нервной системе возникают доминирующие очаги возбуждения, которые затормаживают другие центры и привлекают к себе возбуждения, притекающие по различным афферентным путям. Формирование той или иной доминанты в большой мере определяет характер рефлекторной реакции и может значительно изменять те закономерности координации, которые установил Шеррингтон. Доминанта, согласно Ухтомскому,— это рабочий принцип нервных центров.

После исследований Шеррингтона процесс торможения в проявлениях координации в разных отделах нервной системы стал предметом изучения многих нейрофизиологов. В этом направлении большое число ценных фактов получил И. С. Бериташвили (Беритов) с сотрудниками, изучавший координационные механизмы на разных уровнях центральной нервной системы. Глубокий анализ природы торможения и процессов, происходящих в синапсах центральной нервной системы, проведен Дж. Экклсом начиная с 30-х годов. Б. Реншоу (1941), а затем Дж. Экклс (1954, 1966) описали специальные тормозные нейроны и тормозные пути в спинном мозгу.

Исследования Шеррингтона и других физиологов выявили большое значение во всех двигательных актах и, в частности, в ритмических рефлексх вторичных центростремительных импульсов, поступающих в центральную нервную систему от рецепторов работающих мышц. В результате были выяснены причины разных видов атаксии — нарушения плавности и точности движений, наступающие при повреждении путей, проводящих возбуждения от мышц, т. е. при нарушении сенсорной коррекции движений. На основании экспериментального и теоретического анализа большого фактического материала, накопленного нейрофизиологией в 30-х годах текущего столетия, Н. А. Бернштейн и П. К. Анохин обосновали представление об осуществляемом по принципу обратной связи взаимодействии между нервными центрами и иннервируемыми ими рабочими аппаратами. Идея обратной связи между регулируемыми и регулирующими аппаратами организма получила в дальнейшем широкое развитие.

В 30-х годах текущего столетия Г. Бете, П. Вейс, П. К. Анохин развили представление о пластичности нервных центров, т. е. динамической изменчивости их функций. Оно основывалось на результатах многочисленных экспериментов с нанесением животному различных повреждений (экстирпации разных отделов центральной нервной системы, перекрестные сшивания разнородных нервов, ампутации лап и т. п.), при которых наблюдали функциональную перестройку координационных соотношений между нервными центрами и компенсацию нарушений деятельности двигательного аппарата. Э. А. Асратян показал, что в компенсации нарушенных двигательных функций решающее значение у высших животных принадлежит коре больших полушарий головного мозга.

### **Рефлекторная регуляция положения тела**

Новая глава физиологии центральной нервной системы и учения о координации двигательных функций была создана в первой четверти XX столетия классическими исследованиями голландского физиолога Р. Магнуса и его сотрудников. Они открыли большую группу рефлексов, посредством которых достигается распределение тонуса мускулатуры и возможность поддержания определенного положения тела в пространстве. Магнус разделил открытые им рефлексy на статические (рефлексy положения тела и его установки) и стато-кинетические (реакции, обусловленные движением тела — вращением и линейным ускорением). Изучение механизмов этих рефлексов показало, что они вызываются афферентными импульсами, приходящими от рецепторов лабиринтов и проприорецепторов шейных мышц. Детально было выяснено функциональное значение в осуществлении исследуемых реакций центров промежуточного, среднего и продолговатого мозга. Таким образом Магнус открыл ранее неизвестные функции центров мозгового ствола. Вся совокупность экспериментальных данных изложена в его монографии «Установка тела» (1924).

### **Локализация функций в коре больших полушарий**

В XX столетии много было сделано в определении функционального значения различных участков коры больших полушарий головного мозга в осуществлении разных видов деятельности. Задачу этих исследований И. П. Павлов сформулировал как «приурочение динамики к структуре». Эту проблему экспериментально изучали морфолог О. Фогт, физиологи

Г. Дюссер де Баренн, Дж. Фултон, невролог В. М. Бехтерев, психолог К. С. Лешли и многие другие. Большое значение в разработке этой проблемы имело развитие нейрохирургии, благодаря чему стало возможным применять методику электрического раздражения разных участков коры головного мозга во время хирургических операций, производимых у человека под местной анестезией, когда у оперируемого сохранено сознание и он может сообщить о своих ощущениях. Впервые такие наблюдения были проведены Г. Кушингом в 1909 г., затем О. Фестером, У. Пенфильдом и Т. Расмуссеном. С помощью локального электрического раздражения и электрофизиологической методики была определена локализация первичных и вторичных сенсорных зон; была также подробно изучена локализация в коре головного мозга открытых в 1870 г. Г. Фритчем и Э. Гитцигом моторных зон.

В первой половине XX в. оживленную дискуссию вызывала проблема локализации сложных психических функций. Здесь выявились две крайние точки зрения. Представители так называемого «психоморфологического» направления, например немецкий психиатр К. Клейст, составляли «функциональные карты» коры больших полушарий и приписывали разным ее участкам «активное мышление», «числовые представления» и даже «личное, социальное и религиозное «Я». Сторонники другой точки зрения (Г. Хэд, К. С. Лешли) признавали абсолютно невозможным связать наиболее сложные проявления деятельности мозга с определенными нервными структурами. Обе эти точки зрения оказались несостоятельными. Как показали клиникофизиологические наблюдения, для осуществления таких сложных функций коры мозга, как узнавание, целенаправленное действие и предвидение его результатов, речь, письмо, чтение, счет, необходимы обширные зоны коры. В выполнении указанных функций участвуют динамически создающиеся нервные структуры, так сказать конstellации большого числа нейронов и их цепей. В формировании таких конstellаций некоторые участки коры имеют преимущественное значение, и их поражение в большинстве случаев вызывает тяжелые функциональные нарушения.

### Электроэнцефалография

В 1913 и 1925 гг. В. В. Правдич-Неминский сообщил о возможности графически зарегистрировать электрическую активность головного мозга с помощью струнного гальванометра. Объектами экспериментов были кураризованные собаки (применение кураре исключало влияние на биотоки мозга электрической активности скелетной мускулатуры). Электроды прикладывались к поверхности обнаженного мозга или к костям черепа. Было зафиксировано наличие семи типов энцефалограмм, различающихся по частоте электрических колебаний в зрительной и моторной областях коры и определен их частотный спектр. Регистрируемую кривую этих электрических колебаний Правдич-Неминский назвал электроцереброграммой и считал, что их «...можно рассматривать как объективное выражение физиологических процессов, происходящих в коре головного мозга»<sup>1</sup>.

Результатом этих исследований было использование разработанной методики для регистрации электрической активности мозга человека, осуществленное немецким психиатром Г. Бергером (1929). Отведение элект-

<sup>1</sup> В. В. Правдич-Неминский. Электроцеребрография, электромиография и значение ионов аммония в жизненных процессах организма. Л., Медгиз, 1958, стр. 57.



рических потенциалов он производил с помощью игл, вводимых под кожу черепа. Бергер нашел, что в покое и при закрытых глазах у человека наблюдаются ритмические колебания частотой от 6 до 12 в секунду (альфа-ритм, или ритм Бергера). Под влиянием различных раздражений частота колебаний увеличивается (появляются бета-волны). Регистрируемую кривую Бергер назвал электрокефалограммой. В дальнейшем ее стали называть электроэнцефалограммой.

Методика электроэнцефалографии быстро получила широчайшее распространение в физиологических лабораториях и в неврологических и нейрохирургических клиниках. Этому способствовало применение ламповых усилителей и шлейфных осциллографов, значительно облегчивших технику регистрации. Первым применил электроэнцефалографию в клинике Бергер. Им были найдены характерные изменения электрической активности мозга при эпилепсии. Вскоре У. Г. Уолтер показал возможность электроэнцефалографического определения локализации опухолей мозга. М. Н. Ливанов и затем многие физиологи провели частотный анализ электроэнцефалограммы. Начиная с 40-х годов в многочисленных исследованиях с применением электроэнцефалографии было обнаружено, что действие различных раздражителей сопровождается появлением в тех сенсорных участках мозговой коры, в которые поступают импульсы характерных изменений электрической активности, получивших название вызванных потенциалов.

### **Функции промежуточного мозга и ретикулярной формации**

В XX в. было раскрыто функциональное значение центров промежуточного мозга и ретикулярной формации мозгового ствола.

И. П. Карплюс и А. Крейдль (1905 и позднее) обнаружили, что электрическое раздражение стенок третьего мозгового желудочка вызывает изменение ряда вегетативных функций: повышение артериального давления, учащение сердечной деятельности, расширение зрачков, потоотделение. В дальнейшем было показано, что ядра гипоталамуса регулируют многие вегетативные функции, а также температуру тела, водный, жировой и углеводный обмен. Начиная с 1928 г. швейцарский физиолог В. Р. Гесс для изучения функций гипоталамической области стал применять в опытах на кошках электрическое раздражение вживленными на длительный срок электродами. Он наблюдал, что раздражение определенных участков промежуточного мозга вызывает у животных состояние, не отличающееся от естественного сна. Эксперименты привели Гесса<sup>1</sup> к заключению о существовании в промежуточном мозгу центра сна.

Фундаментальным открытием явилось выяснение функций ретикулярной формации ствола мозга. Это образование, представляющее собой сеть отростков нервных клеток, впервые было описано О. Дейтерсом в 1895 г., его морфологические особенности были изучены в конце прошлого и в начале текущего столетий. Функциональное же значение этой формации было выяснено лишь в 40-х годах нашего столетия Г. Мегуном, Р. Райнисом, Дж. Морuzzi, а в СССР в лаборатории П. К. Анохина благодаря сочетанию точно локализованного электрического разд-

<sup>1</sup> За анализ функциональной организации промежуточного мозга и его роли в регуляции деятельности внутренних органов В. Р. Гесс был удостоен в 1949 г. Нобелевской премии.



ражения или разрушения определенных пунктов мозгового ствола с электрофизиологической регистрацией активности разных отделов центральной нервной системы. Этот путь исследования стал возможным в связи с применением стереотаксической методики, основанной на данных о пространственном положении ядер и путей в головном мозгу, выраженном в трехкоординатной системе. Принцип такой методики был впервые предложен Д. Н. Зерновым в 1889 г., затем В. Хорслеєм и Г. Кларком (1906—1908) и введен в практику С. Ренсоном (1932).

Исследованиями функций ретикулярной формации выявлено ее значение в регуляции возбудимости и тонуса всех отделов центральной нервной системы. Установлено, что раздражение определенных участков ретикулярной формации, получивших название активирующей системы, вызывает пробуждение спящего животного и появление характерных для бодрствующего состояния изменений электроэнцефалограммы (реакция активации, или десинхронизации). Напротив, раздражение неспецифических ядер таламуса вызывает синхронизацию ритмов электрических колебаний в коре мозга, подобную наблюдаемой при наступлении сна.

### Физиология органов чувств

Исследования по физиологии органов чувств в первой половине XX в. проводились преимущественно в двух направлениях: психофизиологическом, состоявшем в словесном отчете испытуемого об ощущениях, возникающих у него под влиянием различных световых, звуковых, химических, тепловых или механических раздражений; физиологическом и электрофизиологическом, при которых об эффектах раздражения органов чувств судят по рефлекторным реакциям или по импульсам, регистрируемым в афферентных нервах, отходящих от тех или иных рецепторов. Объективные физиологические (главным образом электрофизиологические) методы стали в настоящее время доминирующими в физиологии органов чувств и в значительной мере вытеснили способы исследования, основанные на интерсубъективном отчете.

Одним из способов физиологического исследования органов чувств, разработанных в XX столетии, является выработка условных рефлексов и дифференцировок на различные световые, звуковые, химические или механические раздражения. Такой метод применяется для определения чувствительности органов чувств, пределов различения воспринимаемых раздражений и локализации сенсорных центров в центральной нервной системе. Он позволяет изучать функции не отдельно взятого рецептора, а всего анализатора. Этим термином И. П. Павлов обозначил совокупность образований, участвующих в восприятии раздражений и проведении возбуждений. Рецептор, по Павлову, — это периферический отдел анализатора; афферентные нейроны и проводящие пути — проводниковый отдел анализатора; участки коры больших полушарий, к которым поступает возбуждение от рецепторов, — центральный конец анализатора.

Электрофизиологические исследования рецепторов проводились уже в начале XX в., но в широких масштабах стали практиковаться лишь со второй половины 20-х годов после ставших классическими работ Э. Д. Эдриана (Нобелевская премия, 1932) и его сотрудников. Электрофизиологическими исследованиями установлен ряд явлений, общих для всех или многих рецепторов. Так, при исследовании электрических явлений в рецепторах разной модальности обнаружено возникновение при раздражении рецепторного, или генераторного, потенциала.

Этот потенциал, развившись в рецепторе, вызывает импульсы, распространяющиеся по афферентному нервному волокну, иннервирующему рецептор. Эдрианом было показано, что при усилении раздражения, действующего на рецепторы, учащаются импульсы, поступающие в центральную нервную систему. Общим почти для всех органов чувств является феномен адаптации рецепторов к длительно действующему раздражению. Адаптацию зрительного, слухового и вкусового аппаратов на основании экспериментальных исследований людей в 1913—1920 гг. проанализировал П. П. Лазарев с позиции развитой им ионной теории возбуждений (см. главу 12). При этом было дано математическое выражение наблюдавшихся закономерностей. Эдриан для этих же целей использовал в конце 20-х годов электрофизиологическую методику. Он обнаружил, что при длительно действующем раздражении рецепторов происходит урежение импульсов, проходящих по афферентному нерву.

Много новых фактов было установлено при исследовании зрительного аппарата. Подробно проанализирована электроретинограмма, впервые зарегистрированная в 1903 г. Ф. Готчем. В 1914 и 1921 гг. Ф. И. Фрёлих описал рецепторный потенциал в глазу моллюска. Г. Хартлайн<sup>1</sup> (1938) обнаружил, что в некоторых волокнах зрительного нерва импульсы возникают только при включении света, в других — при выключении его, в третьих — и при включении, и при выключении. На этом основании был сделан вывод о наличии трех групп фоторецепторов, по-разному реагирующих на световое раздражение. Исходя из представлений о химической кинетике реакции разложения зрительного пурпура, открытого в 1878 г. В. Кюне, П. П. Лазарев разработал фотохимическую теорию световой и темновой адаптации глаза при периферическом зрении.

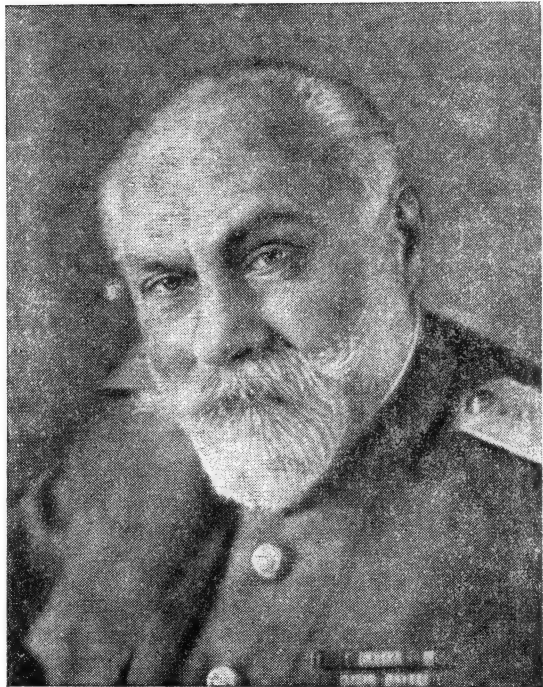
В 1935—1936 гг. Г. Уолд изучил химические превращения зрительного пурпура (родопсина) и показал, что он представляет собой соединение производного витамина А — ретинена — с белком опсином.

Зрительную адаптацию у человека в 30-х годах обстоятельно исследовал С. В. Кравков, выявивший влияние на нее различных раздражений. Одновременно С. И. Вавилов развил квантовую теорию световосприятия и установил, что для светоощущения у человека достаточно действия на фоторецепторы нескольких квантов света.

Обширные материалы были получены при электрофизиологическом исследовании слуховой рецепции. Сенсационный характер имело открытие Е. Г. Уивером и К. У. Бреем в 1930 г. микрофонного эффекта улитки. Этот феномен был обнаружен при отведении к усилителю и громкоговорителю электрических потенциалов от внутреннего уха кошки. При звуковом раздражении уха животного громкоговоритель, расположенный в другом помещении, точно воспроизводит произнесенную экспериментатором фразу или музыкальную мелодию. Оказалось, что рецепторный аппарат внутреннего уха функционирует подобно микрофону, трансформирующему звуковые колебания в электрические, которые громкоговоритель в свою очередь преобразует в звуковые.

Г. Девис в 30-х годах изучил электрические потенциалы в разных частях слухового аппарата, в частности в слуховом нерве. Девис, а затем Г. Бекеши (Нобелевская премия, 1961) подвергли, пользуясь электро-

<sup>1</sup> За раскрытие физиологического и химического механизмов зрительных явлений Г. Хартлайн совместно с Р. Гранитом и Дж. Вальдом были удостоены в 1967 г. Нобелевской премии.



**ЛЕОН АБГАРОВИЧ  
ОРБЕЛИ**  
(1882—1958)

физиологической методикой, экспериментальной проверке резонаторную теорию слуха, созданную Г. Гельмгольцем. Такую же проверку этой теории предпринял ранее Л. А. Андреев (1924—1925) в лаборатории И. П. Павлова, пользуясь методом условных рефлексов. В итоге было подтверждено основное положение теории Гельмгольца о пространственном разделении участков улитки, воспринимающих тоны разной высоты.

Большое внимание нейрофизиологов привлекли исследования Р. Гранита, открывшего в 1945 г. специальный механизм регуляции (гамма-афферентные волокна) состояния проприорецепторов скелетных мышц (мышечных веретен). Многие были сделаны в изучении механизмов боли — проблеме, столь важной для медицинской практики. Была подробно изучена роль механо- и хеморецепторов во внутренних органах (К. Гейманс, В. Н. Черниговский и др.).

### **Физиология вегетативной нервной системы**

Основы современных представлений о функциях вегетативной нервной системы были заложены У. Гаскеллом и Дж. Ленгли в конце XIX — начале XX в. Гаскелл назвал эту часть нервной системы висцеральной, считая, что она иннервирует только внутренние органы. Ленгли обозначил ее термином «автономная», стремясь подчеркнуть этим относительную независимость вегетативной нервной системы от высших отделов центральной нервной системы.

Автономную нервную систему Ленгли разделил на симпатическую, парасимпатическую и внутренностную; к последней он отнес ауэрбахово и мейснерово сплетения в пищеварительном тракте. Он установил также двухнейронную структуру симпатических и парасимпатических нервов и

разделил все вегетативные нервные волокна на пре- и постганглионарные. Согласно взглядам Ленгли, к автономной нервной системе принадлежат все эфферентные нервы, за исключением тех, которые иннервируют скелетную мускулатуру.

Серьезную поправку в эти представления внес Л. А. Орбели (1923) совместно со своим учеником А. Г. Гинецинским, обнаружив, что раздражение симпатических нервов повышает работоспособность утомленных скелетных мышц. В дальнейшем Орбели показал, что симпатическая нервная система оказывает влияние на состояние центральной нервной системы и на возбудимость рецепторов. Он развил теорию об адаптационно-трофической функции симпатической нервной системы, согласно которой этот отдел нервной системы обеспечивает приспособление организма к текущим потребностям, подготавливая рефлекторный аппарат к выполнению его функций. Изучению значения симпатической нервной системы были посвящены в 30-х годах многочисленные работы У. Б. Кеннона, производившего полную экстирпацию пограничного ствола и периферических симпатических ганглиев.

### Учение о медиаторах

Крупным достижением физиологии XX в. следует считать создание учения о медиаторах, т. е. химическом механизме передачи нервного импульса в синапсах. Основы этого учения заложил в 1921 г. австрийский фармаколог О. Леви. Он экспериментально доказал, что при раздражении блуждающего нерва в его окончаниях, расположенных в сердце, образуется какое-то вещество, первоначально названное *Vagusstoff*, или *вагусом*, и впоследствии идентифицированное с ацетилхолином, а при раздражении симпатического нерва образуется другое вещество — *Sympathicusstoff*, или *симпатин*, оказавшееся близким к адреналину. Эти вещества, по мысли Леви, являются химическими передатчиками нервных импульсов в периферических окончаниях вегетативной нервной системы.

В 1924 г. А. Ф. Самойлов (Ленинская премия, 1930) на основании косвенных экспериментальных данных высказал предположение о химическом механизме передачи возбуждения в нервных окончаниях скелетных мышц. Прямые доказательства этому предположению были даны в середине 30-х годов Г. Дейлом и его сотрудниками, а затем А. Г. Гинецинским. Тогда же К. Калабро и Е. Б. Бабский обнаружили образование ацетилхолина и адреналиноподобного вещества в симпатических и парасимпатических нервных волокнах и высказали мысль об их химической гетерогенности.

О. Леви и Э. Навратиль доказали, что ацетилхолин быстро гидролизуются в месте своего образования под влиянием фермента холинэстеразы, поэтому его действие весьма кратковременно. А. Муральт (1942) обнаружил, что расщепление ацетилхолина в нерве происходит в течение рефрактерного периода.

В 30-е годы А. В. Кибяков, а затем В. Фельдберг и Дж. Гэддам доказали химический механизм передачи нервного импульса в симпатических ганглиях. В связи с этим был поставлен вопрос о химическом механизме передачи импульсов в межнейронных синапсах в центральной нервной системе. Вокруг этого вопроса развернулась оживленная полемика, закончившаяся признанием наличия химической медиации возбуждения и торможения и в центральной нервной системе.

Учение о медиаторах приобрело большое значение в фармакологии и



УОЛТЕР КЕННОН  
(1871—1945)

токсикологии, раскрыв механизм действия некоторых лекарственных препаратов и ядов; в невропатологии оно разъяснило патогенез некоторых заболеваний нервно-мышечной системы.

### Физиология нервов и мышц

Изучение проблем нервно-мышечной физиологии связано прежде всего с именем Н. Е. Введенского — создателя концепции парабิโอ́за (1901).

Состояние парабิโอ́за, наблюдавшееся Введенским в экспериментах на нервном стволе, характеризуется тремя последовательно проходящими стадиями — провизорной, парадоксальной и тормозящей. Каждая из них отличается определенным изменением реакции нерва на приложенный к нему раздражитель. Состояние парабิโอ́за может быть вызвано любым достаточно сильным и длительно действующим раздражителем. В парабioтическом очаге возникает локальное, стационарное и нераспространяющееся возбуждение, переходящее в свою противоположность — торможение. Состояние парабิโอ́за является обратимым, если раздражитель, его вызвавший, действует непродолжительное время. В противном случае наступает смерть. Таким образом, парабioз представляет собой состояние, находящееся «около жизни» и могущее перейти в смерть.

Концепция Введенского о парабioзе основывалась на представлениях о стационарном нераспространяющемся возбуждении и о единой природе возбуждения и торможения<sup>1</sup>. Первое из этих представлений получило

<sup>1</sup> Согласно Н. Е. Введенскому, возбуждение и торможение — это две разные формы проявления единого по своей природе процесса. Торможение представляет собой модификацию возбуждения. Введенский усматривал также связь между торможением и наркозом.

позже электрофизиологическое подтверждение. Второе представление Введенского оказалось верным лишь в частном случае. Электрофизиологические исследования показали, что, как правило, торможение в нервных центрах сопровождается электрическими изменениями, противоположными возбуждению (гиперполяризацией клеточной мембраны). Лишь в отдельных случаях торможение может возникать в результате деполяризации, т. е. по схеме Введенского.

В 1908—1914 гг. свойства нервных волокон и проведение нервного импульса интенсивно изучал кембриджский физиолог К. Люкас. Он считал, что возбуждение нерва или мышцы происходит в соответствии с открытым Г. П. Бюдичем законом «все или ничего». В середине 30-х годов Г. Като доказал это экспериментально. Для развития физиологии нервов и мышц большое значение имело усовершенствование в 20-х годах методики электрофизиологических исследований с использованием ламповых усилителей и электроннолучевой трубки.

Немало усилий затратили физиологи на разработку способов определения возбудимости и выяснения влияния на нее различных факторов. На основе исследований Л. Гоорвега (1892) и Г. Вейсса (1901), нашедших зависимость между напряжением или силой тока и временем его действия, Л. Лапик (1926) разработал учение о хронаксии. Хронаксия, характеризующая скорость возникновения возбуждения при раздражении, оказалась весьма чувствительным показателем состояния возбудимой ткани, и хронаксиметрия заняла определенное место среди клинических методов исследования. В 1936 г. А. В. Хилл и Д. Соландт ввели измерение еще одного показателя состояния возбудимых тканей — аккомодации, которую определяют по минимальной крутизне раздражающего тока, способного вызвать возбуждение (термин «аккомодация» был предложен в 1908 г. В. Нернстом).

Событием в физиологии нервных волокон было открытие в 1926 г. А. В. Хиллом, А. Доунингом и Р. Джерардом теплосбразования в нерве при возбуждении. Стало ясным, что возбуждение нервных волокон, как и любой другой акт деятельности организма, сопровождается усилением обмена веществ. С результатами термометрических измерений Хилла перекликаются исследования обмена веществ в нервах. В 20-х годах было обнаружено увеличение поглощения кислорода нервом при его электрическом раздражении, а в 1934 г. Р. Джерард и Г. Хартлайн установили, что при прохождении по зрительному нерву моллюска импульсов от освещаемого глаза дыхание нервных волокон возрастает на 40%. В то же время было выяснено, что возбуждение нервов сопровождается увеличением содержания ацетилхолина или симпатина и освобождением аммиака.

Результаты термометрических и биохимических исследований свидетельствовали о том, что нервный импульс нельзя считать физическим процессом. Новое представление о нервном импульсе в конце 30-х годов сформулировал А. А. Ухтомский, сравнив возбуждение с кометой, ядром которой является электрический процесс, сопровождаемый «метаболическим хвостом».

Обширные и разносторонние материалы, собранные при изучении физиологии нервных волокон, настойчиво ставили вопрос о природе процесса возбуждения и о происхождении биоэлектрических потенциалов. На рубеже XIX и XX столетий были предприняты попытки физико-химического объяснения происхождения биоэлектрических потенциалов и механизма раздражения и возбуждения нервов и мышц. Сложившиеся в то время представления основывались на достижениях физической химии,



в частности на незадолго до того созданной С. Аррениусом (Нобелевская премия, 1903) теории электролитической диссоциации (см. главу 12).

Пионером в создании диффузионной физико-химической теории происхождения биоэлектрических явлений был В. Ю. Чаговец (1896 и позднее). Согласно этой теории, ток покоя или действия является результатом образования угольной или фосфорной кислоты в поврежденном или возбужденном участке мышцы или нерва и диффузии водородных ионов. Близкие к теории Чаговца взгляды в те же годы высказывал Ж. Лёб.

В 1902 г. Ю. Бернштейн сформулировал первую мембранную теорию происхождения биоэлектрических явлений, согласно которой нервные и мышечные клетки и нервные волокна покрыты мембраной, избирательно проницаемой для катионов и непроницаемой для анионов. Вследствие этого мембрана всегда находится в поляризованном состоянии; между ее внутренней и наружной поверхностями имеется разность потенциалов. При повреждении или возбуждении мембрана становится проницаемой и для анионов и деполяризуется. Так объяснялось то, что возбужденный или поврежденный участок оказывается электроотрицательным по отношению к покоящемуся или неповрежденному. Вокруг теории Бернштейна долгие годы велись споры, пока некоторые ее положения не подвергли пересмотру Дж. Экклс, А. Ходжкин и Э. Хаксли, обосновавшие в конце 50-х годов новую теорию (совместная Нобелевская премия, 1963), которая пользуется сейчас широким признанием.

Известный физико-химик В. Нернст (1899, 1908) выступил с теорией раздражения возбудимых тканей электрическим током. Сущность физиологического действия электрического тока он видел в изменении концентрации ионов в живой ткани под электродами. Нернст предложил формулы раздражающего действия постоянного и переменного тока. В 1906 г. Чаговец сформулировал конденсаторную теорию возбуждения живой ткани при действии электрического тока и дал ее физическое и математическое обоснование. Эта теория пользуется до сих пор наибольшим признанием.

В первой четверти XX в. изучение действия ионов было одной из центральных проблем физико-химической биологии и физиологии. Оно шло в значительной степени под влиянием идей физической химии (см. также главу 12).

Наряду с проблемами возбуждения в XX в. активно разрабатывалась проблема мышечного сокращения, в особенности вопросы обмена веществ в мышце при работе. С изучением химической динамики сокращения связано несколько драматических эпизодов коренной ломки сложившихся в науке представлений.

В 1907 г. У. М. Флетчер и Ф. Г. Гопкинс установили, что при сокращении мышцы в ней происходит образование молочной кислоты. Этот факт явился отправным пунктом миотермических исследований А. В. Хилла и биохимических работ О. Мейергофа, которые пришли к заключению, что «основным фактором в механизме мышцы является молочная кислота...»<sup>1</sup>. Они полагали, что молочная кислота вступает в реакцию с мышечными белками и, изменяя их поверхностное натяжение, приводит к увеличению эластического напряжения мышцы и изменению ее механических свойств. Теория Хилла—Мейергофа (Нобелевская премия, 1922) продержалась всего несколько лет. В 1930 г. молодой биохимик Э. Лундсгаард нанес ей сокрушительный удар, обнаружив, что мышца, отравлен-

<sup>1</sup> А. В. Гилл (Хилл). Работа мышц. М.—Л., Гос. изд-во, 1929, стр. 35.



ная монойодуксусной кислотой, способна некоторое время сокращаться, хотя в ней и не происходит образования молочной кислоты. Этот факт, по выражению Хилла, произвел «революцию в мышечной физиологии». Отравленная монойодуксусной кислотой мышца может сокращаться лишь до тех пор, пока в ней имеется креатинфосфат, или фосфаген — соединение, открытое в 1927 г. В течение нескольких лет расщепление креатинфосфата считалось начальной реакцией, запускающей химическую динамику мышечного сокращения и поставляющей необходимую мышце энергию, пока открытая К. Ломаном (1929) аденозинтрифосфорная кислота не была признана универсальным источником энергии в организме.

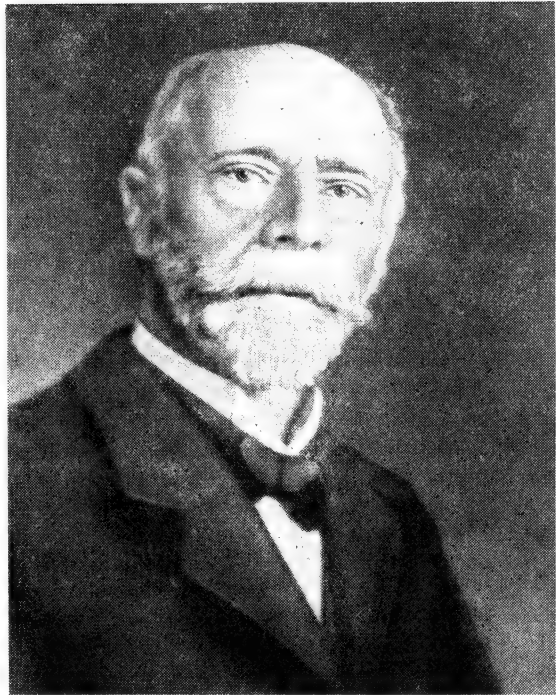
### **Физиология кровообращения**

В последние годы XIX и в первые годы XX столетия при морфологическом изучении сердца были сделаны важные для физиологии открытия. В 1893 г. В. Гис описал носящий теперь его имя пучок мышечных волокон, идущий от предсердия к желудочку и широко ветвящийся в миокарде. В 1906 г. С. Тавара обнаружил атриовентрикулярный узел, от которого начинается пучок Гиса. Вскоре появились работы А. Киса и М. Флека, описавших синоатриальный узел, расположенный в правом предсердии, у места впадения верхней полой вены. Вскоре было доказано, что синоатриальный узел является главным генератором импульсов (водителем ритма сердца), вызывающих сокращение сердечной мышцы. Было также установлено, что в случае нарушения функции синоатриального узла водителем ритма становится атриовентрикулярный узел или в случае нарушения его функции — волокна Пуркине, рассеянные в миокарде желудочков.

Для изучения возникновения и распространения возбуждения в сердце чрезвычайно полезной оказалась методика регистрации электрических проявлений сердечной деятельности — электрокардиография. Первая электрокардиограмма была зарегистрирована с помощью капиллярного электрометра А. Уоллером в 1887 г. Однако подлинной датой рождения этой методики следует считать 1903 г., когда В. Эйнтховен применил для этой цели высокочувствительный и относительно малоинерционный струнный гальванометр и разработал теорию и способы отведения электрокардиограммы у человека (Нобелевская премия, 1924). Значительный вклад в теорию и практику электрокардиографии внес также А. Ф. Самойлов (Ленинская премия, 1930). Исследования 10-х годов открыли электрокардиографии двери клиники и позволили обнаружить такие нарушения сердечной деятельности, которые прежде оставались нераспознанными.

Продвинулось вперед изучение сердечной динамики. В 1895 г. О. Франк в опытах на сердце лягушки установил, что увеличение наполнения желудочка в известных пределах вызывает усиление его сокращения. Э. Старлинг (1914) подтвердил этот факт и пришел к заключению, что механическая энергия, развиваемая сердцем, зависит от длины его мышечных волокон. Это открытие вошло в литературу под названием «закона сердца Франка — Старлинга». В 20-х годах К. Уитгертс произвел разделение сердечного цикла на ряд отдельных фаз систолы и диастолы.

Одной из центральных проблем физиологии кровообращения стала его регуляция. Г. Е. Геринг (1923, 1924), а затем К. Гейманс (1936, 1939; Нобелевская премия, 1939) выяснили значение механо- и хеморецепторов синокаротидной и аортальной рефлексогенных зон в регуляции сердечной деятельности и тонуса сосудов. Х. Швигк и В. В. Парин в 30-х годах об-



**ВИЛЛЕМ ЭЙНТХОВЕН**  
(1860—1927)

наружили роль рецепторов легочных сосудов в регуляции системного кровообращения. В результате было выявлено значение саморегуляторных механизмов в поддержании постоянного уровня артериального давления, необходимого для обеспечения нормального кровоснабжения тканей.

Параллельно подробно изучалось действие на сердце и кровеносные сосуды гормона надпочечников — адреналина, гормона задней доли гипофиза — вазопрессина, а также различных веществ и ионов.

Работы А. Крога (20-е годы) заложили основы современных представлений о функциях капилляров (Нобелевская премия, 1920). Круг обнаружил, что число функционирующих капилляров постоянно меняется: когда организм находится в покое, многие капилляры закрыты и не участвуют в кровообращении тканей; они открываются при мышечной работе. В 20-х годах Дж. Баркрофт подтвердил экспериментально предположение С. П. Боткина (1875) о роли селезенки как депо крови, регулирующей ее количество в организме, высказанное последним на основании клинических наблюдений.

### **Физиология дыхания**

Исследования в этой области касались преимущественно регуляции дыхания и транспорта газов кровью. Ключевое положение в проблеме регуляции дыхания занимал вопрос о механизме возбуждения дыхательного центра, служивший предметом противоречивых суждений.

В 1905 г. Дж. С. Холдейн и Дж. Пристли обнаружили, что при нормальном дыхании содержание углекислого газа в альвеолярном воздухе держится на постоянном уровне. При его увеличении всего на 0,2% объем легочной вентиляции удваивается. Исследователи были убеждены, что

возбудителем дыхания является исключительно углекислый газ. Через три года Холдейн изменил свое мнение, признав, что регулятором дыхания оказывается сдвиг активной реакции крови в сторону закисления. Вскоре было доказано, что углекислота является относительно более сильным раздражителем дыхательного центра, чем другие кислоты (при условии одинакового сдвига крови).

К. Гейманс (1928) показал, что дыхание стимулируется рефлекторно при изменении состава крови (при накоплении в ней углекислоты или понижении содержания кислорода). Он установил, что рецепторы, раздражение которых вызывает изменение дыхания, локализованы в каротидном тельце. Открытие хеморецепции и доказательство того, что не только увеличение напряжения углекислоты, но и уменьшение напряжения кислорода в крови являются рефлекторными раздражителями дыхательного центра, относятся к числу наиболее крупных открытий в области физиологии дыхания. Ф. Люмсен (1923) обнаружил в варолиевом мозгу центр, осуществляющий тонкую регуляцию дыхания путем координирования центров вдоха и выдоха.

А. Крог (1910) и Дж. Баркрофт (1914) показали, что газообмен в легких осуществляется путем диффузии. Были подробно проанализированы условия транспорта газов кровью и кривые диссоциации гемоглобина и углекислоты в зависимости от их напряжения. Исследовалось влияние на функцию дыхания различных условий — физического труда, спортивных упражнений, пребывания на высотах или при повышенном давлении.

### **Физиология питания и пищеварения**

В области физиологии обмена веществ и питания открытие витаминов является одним из наиболее выдающихся достижений XX столетия (см. главу 6). Это открытие совершило революцию в учении о питании и имело важнейшее значение для клинической практики и животноводства.

В первой четверти XX в. усилия многих исследователей были направлены на выяснение биологической ценности белков и величины их необходимого содержания в пищевом рационе. Было сформулировано понятие «биологической ценности белков» (К. Томас, 1909—1912), установлена роль аминокислотного состава различных белков, выявлено наличие так называемых незаменимых аминокислот и изучен белковый оптимум (см. главу 6). На основании громадного материала удалось определить нормы питания для людей разного возраста, занятых различными видами труда.

Основы современной физиологии пищеварения были заложены в конце XX в. трудами И. П. Павлова (Нобелевская премия, 1904). В начале XX в. исследования пищеварения были сосредоточены в основном в лабораториях его учеников — Б. П. Бабкина, Л. А. Орбели, И. П. Разенкова, К. М. Быкова, а также в лабораториях Е. С. Лондона, У. Б. Кеннона, А. Карлсона, А. Айви и др.

Первые годы XX столетия ознаменовались изучением гуморальных механизмов регуляции пищеварения. В 1902 г. В. Бейлисс и Э. Старлинг обнаружили, что при введении соляной кислоты в двенадцатиперстную кишку в ней образуется какой-то химический возбудитель секреции поджелудочной железы, названной ими секретинном. Это вещество всасывается в кишке и, циркулируя в крови, вызывает панкреатическую секрецию. Получив полное подтверждение, это открытие знаменовало начало нового этапа в изучении регуляции функций органов пищеварения.

В 1906 г. Дж. Эдкинс провел эксперименты с введением животному

экстрактов из слизистой оболочки пилорической части желудка и обнаружил, что они вызывают секрецию желудочных желез. Эдкинс высказал предположение, что в экстрактах содержится специфический химический возбудитель, названный им гастрином. Последний, по его мнению, образуется в желудке и, всасываясь в кровь, возбуждает секрецию. В конце 20-х и в 30-х годах было открыто еще несколько гормонов, образующихся в пищеварительном тракте.

Е. С. Лондон (1913) провел обширные исследования химических изменений пищи в разных отделах пищеварительного тракта. Для этого он разработал специальную полифистульную методику, позволившую извлекать для исследования содержимое разных участков кишечника. В. Н. Болдырев (1904) открыл у собак периодическую моторную и секреторную деятельность некоторых органов пищеварительного тракта вне периода пищеварения. Несколько лет спустя У. Б. Кеннон и А. Карлсон при исследовании людей обнаружили, что периоды сокращений желудка совпадают с ощущениями голода — чувством «сосания под ложечкой». Эти данные послужили Кеннону основанием для создания теории, согласно которой ощущение голода является «местным чувством», возникающим при раздражении рецепторов желудка.

### Физиология выделения

В 1917 г. на основании исследования количественного состава плазмы крови и мочи А. Кешни создал фильтрационно-реабсорбционную теорию мочеобразования, получившую широкое признание. Кешни пришел к заключению, что процесс мочеобразования нельзя объяснить одной фильтрацией, так как в канальцах происходит не только сгущение профильтрованной в клубочках мочи, но и изменение ее состава. Он выдвинул предположение об избирательном обратном всасывании канальцевым эпителием некоторых веществ.

Теория Кешни получила подтверждение в экспериментах Дж. Уирна и А. Ричардса (1924—1925). Они пунктировали под микроскопом стеклянной микропипеткой почечные клубочки, или канальцы, у лягушек и затем исследовали состав микропунктата. Эксперименты показали, что, действительно, в клубочках происходит фильтрация и что состав профильтрованной мочи отличается от состава плазмы только отсутствием не проходящих через почечный фильтр белков. Позднее Ричардс (1936), пунктируя разные участки почечных канальцев и микрохимически исследуя состав содержащейся в них мочи, дал прямые доказательства обратного всасывания некоторых веществ в кровь. Параллельно Е. Маршал на основании опытов с введением в кровь нефилтруемой краски фенолрот и сравнительнофизиологических исследований подтвердил представление Р. Гейденгайна о секреторной функции канальцевого эпителия. Таким образом было доказано, что моча образуется в результате трех процессов: фильтрации, обратного всасывания и секреции.

В 30-х годах Г. У. Смит, А. Ричардс и другие разработали способы измерения количества фильтруемой мочи (путем определения так называемого коэффициента очищения инсулина), количественного исследования канальцевой секреции и величины почечного кровотока. Эти методы получили применение в клинической практике.

Физиология желез внутренней секреции в основном была разработана в XX столетия. До этого о функциях эндокринных желез существовали лишь отрывочные сведения и были описаны некоторые их заболевания.

В 1901 г. независимо друг от друга И. Такамина и Т. Б. Олдрич выделили из ткани надпочечника кристаллический адреналин. Этот факт явился выдающимся событием, так как впервые было получено в химически чистом виде вещество, образуемое железой внутренней секреции. С этого времени ведет свое начало современный этап физиологии желез внутренней секреции.

Через год после открытия адреналина появилась уже цитированная работа В. Бейлисса и Э. Старлинга, открывших секретин, которому они дали название «гормон» (от греч. слова — ὁρμῶ — возбуждаю). Этот термин прижился и стал общепринятым для обозначения всех веществ, выделяемых в кровь эндокринными железами.

В течение первого 20-летия определились методы исследования гормонообразовательной функции желез и выяснения их роли в динамике жизненных процессов. Первоначально пользовались в основном двумя приемами: экстирпацией железы и наблюдением последствий этой операции; трансплантацией железы или введением в организм вырабатываемых ею препаратов.

Позднее, для того чтобы выяснить, выделяет ли железа в кровь какие-либо физиологически активные вещества, стали исследовать физиологическое действие крови, притекающей к железе по артериям и оттекающей от нее по венам. Для этого были разработаны высокочувствительные биологические тесты, избирательно реагирующие на минимальные количества гормонов; они получили применение не только в чисто исследовательских, но и в практических целях, например для раннего распознавания беременности по содержанию некоторых гормонов в моче. Биологические тесты применялись также, пока не были получены химически чистые препараты гормонов для определения активности и стандартизации вытяжек из эндокринных желез.

Первые успехи в изучении физиологии желез внутренней секреции и получение ряда принципиально новых данных о регуляции функций организма вызвали живой интерес к этому отделу науки. В результате активной работы большого числа исследователей — физиологов, биологов, врачей-клиницистов, животноводов, биохимиков, а затем и химиков-органиков — возникла еще одна комплексная научная дисциплина — эндокринология.

Исследования в области эндокринологии развивались в нескольких направлениях: физиологическом, биохимическом, клиническом и химическом.

Физиологическое, и в частности сравнительнофизиологическое, направление исследований занялось изучением функционального значения желез внутренней секреции, получением гормональных препаратов и исследованием их влияния на деятельность разных органов, выяснением регуляции гормонообразования и взаимодействия желез внутренней секреции. Биохимическое направление ставило своей задачей исследование механизма гормонообразования и действия разных гормонов на процессы обмена веществ. Клиническое направление преследовало цель изучить характер нарушений функций организма при заболеваниях эндокринных желез и разработать способы профилактики и терапии этих заболеваний.

Химическое направление ориентировалось на определение химического строения гормонов и их получение посредством искусственного синтеза.

Многочисленные работы были посвящены изучению влияния эндокринных желез на нервную систему. Среди использованных при этом методов следует особо отметить методику условных рефлексов, примененную в 20—30-х годах в лаборатории И. П. Павлова и в некоторых других лабораториях для изучения влияния на высшую нервную деятельность щитовидной и половых желез.

Ставился вопрос и об обратном влиянии нервной системы на образование и выделение гормонов эндокринными железами. Первое подтверждение наличия такого влияния дала работа М. Н. Чебоксарова (1909—1910), показавшая, что раздражение чревных нервов вызывает выделение адреналина. У. Б. Кеннон пришел к заключению, что секреция в кровь увеличенных количеств адреналина происходит при эмоциональных состояниях и приводит к возникновению характерных для этих состояний изменений многих функций организма.

Некоторые исследователи пытались уяснить взаимосвязь функций разных желез внутренней секреции. В 20-х годах М. М. Завадовский сформулировал принцип «плюс — минус взаимодействия», отражавший наличие между железами внутренней секреции прямых и обратных связей. Было открыто образование в передней доле гипофиза так называемых тропных гормонов, стимулирующих внутреннюю секрецию других желез.

Особое практическое значение имели работы, ставившие целью получение таких гормональных препаратов, которые можно было бы вводить в организм в терапевтических целях для замещения недостаточной функции той или иной железы внутренней секреции. Большим успехом ознаменовалась разработка способа получения препарата, содержащего гормон поджелудочной железы — инсулин. Важным этапом в этом направлении стала работа Л. В. Соболева (1901), показавшего, что после перевязки панкреатического протока атрофируется внешнесекреторная паренхима поджелудочной железы, но сохраняются островки Лангерганса. Так как при перевязке панкреатического протока диабет у животных не возникал, а при посмертном гистологическом исследовании препаратов поджелудочной железы людей, страдавших диабетом, была обнаружена гибель островков Лангерганса, Соболев сделал обоснованный вывод о том, что «функцией островков Лангерганса является регуляция углеводного обмена в организме, с гибелью же островков выпадает эта функция и наступает болезненное состояние — сахарное мочеизнурение»<sup>1</sup>. Соболев высказал предположение, что гормон, образуемый клетками островков, разрушается в экстрактах, выделяемых из поджелудочной железы находящимися в них пищеварительными ферментами; поэтому для получения активных препаратов он предложил использовать или поджелудочную железу, протоки которой были предварительно перевязаны, или же железы новорожденных животных, например телят, в которых островки хорошо развиты, а внешнесекреторные клетки еще не функционируют. В 1922 г. канадские физиологи Ф. Бантинг (Нобелевская премия, 1923) и К. Бест получили активные противодиабетические препараты именно этими способами.

Производство инсулина стало благодеянием для миллионов больных диабетом.

<sup>1</sup> Л. В. Соболев. К морфологии поджелудочной железы. М., Гос. изд-во мед. лит-ры, 1950, стр. 148.

В 1915 г. Э. К. Кендалл<sup>1</sup> выделил из экстрактов ткани щитовидной железы в кристаллическом виде гормон, названный им тироксином. Структуру этого вещества уточнил Т. Е. Харингтон (1926), и вскоре тироксин был получен синтетическим путем. В 1925 г. Дж. Коллип выделил из ткани околощитовидных желез активный препарат, влияющий на кальциевый обмен,— парат-гормон. Вскоре были получены также очищенные от примесей препараты, содержавшие гормоны половых желез, и была выяснена их химическая структура. Все они оказались стероидами и вскоре были синтезированы химически.

Крупные достижения в изучении функций желез внутренней секреции сделали этот раздел физиологии одним из наиболее разработанных. Представления о гормональной регуляции вошли в качестве неотъемлемой части в концепцию о нервно-гуморальной регуляции функций.

### **Физиология человека**

Почти все, что до недавнего времени было известно о функциях организма человека, основывалось на результатах опытов над животными и клинических наблюдениях. Не располагая методами исследования функций большинства органов человеческого организма, физиолог был вынужден переносить данные эксперимента над животным на человека, что далеко не всегда оправдано. Значительное число вопросов, связанных с физиологией человека, не может вообще решаться в экспериментах над животными. Так, только путем изучения непосредственно человека могут быть выяснены физиологические механизмы таких специфических для него видов деятельности, как речь и письмо, функции высших отделов центральной нервной системы, механизмы многих локомоторных актов, связанных со стоянием, ходьбой, трудовыми движениями, спортивными упражнениями. Более того, при изучении функций некоторых органов, иннервируемых вегетативной нервной системой, например потовых желез, человек является незаменимым объектом.

Большие преимущества исследования человека — возможность получения информации о субъективных его ощущениях и возможность договориться об условиях, необходимых для проведения наблюдения и эксперимента. Исследуемый человек может быть, кроме того, активным участником эксперимента. В последние десятилетия физиология обогатилась большим числом таких методов (см. главу 11), позволивших изучать функции всех органов и систем организма человека. Появилась возможность без вреда для испытуемого проводить исследование различных физиологических процессов, в том числе таких, которые еще недавно физиолог мог регистрировать лишь в острых опытах над животными, часто не совместимых с жизнью.

Современные методы исследования позволяют изучать функции организма человека как в покое, так и при деятельности, не только в условиях лаборатории, но и вне ее, на расстоянии от исследователя, как в нормальном, так и в патологическом состоянии, как в обычных, так и в чрезвычайных условиях, в том числе при пребывании под водой или полетах в космос. В результате этого оформились специальные разделы физиологии, имеющие выдающееся практическое значение: клиническая и возрастная физиология; космическая физиология, исследующая влияние спе-

<sup>1</sup> За открытие гормона надпочечника Э. К. Кендалл совместно с Ф. Хеншем были удостоены в 1950 г. Нобелевской премии.



цифических факторов (в первую очередь невесомости) космического пространства; физиология труда и спорта, задачей которой является изучение различных видов активности. Благодаря успехам этих разделов расширились возможности их практического использования. В числе методов, способствовавших быстрому прогрессу физиологии человека, заслуживают особого упоминания искусственное кровообращение посредством насосов-оксигенаторов (С. С. Брюхоненко, Ленинская премия, 1965), электрическая стимуляция сердца, гарантирующая предотвращение его остановки и нормализующая ритм его деятельности, искусственный гемодиализ для замещения функции почек при ее недостаточности.

## Сравнительная и эволюционная физиология

Формирование эволюционной физиологии как дисциплины, имеющей самостоятельный предмет исследования, относится к первым десятилетиям XX в. Генетически она непосредственно связана с развитием сравнительной физиологии.

Истоки сравнительной физиологии восходят к работам И. Мюллера, который еще в 1826 г. высказал убеждение, что физиология может быть только сравнительной. Оно легло в основу его капитального двухтомного «Руководства по физиологии» (1834—1837). Во Франции аналогичные идеи развивал анатом и физиолог А. Мильн-Эдвардс (1857).

Возникновение сравнительной физиологии Энгельс связывал с успехами клеточной теории. В письме к Марксу в 1858 г. он писал, что открытие клетки — «главный факт, революционизировавший всю физиологию и впервые сделавший возможной сравнительную физиологию...»<sup>1</sup>. Быстрый рост сравнительной физиологии начался уже в последарвиновскую эпоху. По своему значению для развития сравнительной физиологии выделяется исследование немецким биологом Т. Энгельманом свойств различных сократительных тканей (1875) и труды венского физиолога В. Прейера, заложившего основы изучения функций в онтогенезе (1878).

Уже в первые десятилетия XX в. появляются многотомные капитальные труды и руководства по сравнительной физиологии, принадлежащие Г. Винтерштейну (1910—1924), В. Будденброку (1928), Г. Йордану (1929). В это же время получило развитие учение о высшей нервной деятельности. «Переход к экспериментальному анализу деятельности больших полушарий головного мозга,— писал Павлов,— обусловила... сравнительная физиология, возникшая сама как один из результатов влияния эволюционной теории»<sup>2</sup>.

В первой половине XX в. были созданы первые специальные сравнительнофизиологические лаборатории, отделы эволюционной физиологии и институты. По сравнительной и эволюционной физиологии стали читаться курсы в Нидерландах, ГДР, ФРГ и СССР. Появились первые периодические издания.

Несмотря на известные успехи сравнительной физиологии, путь идеи эволюции в физиологии был труден. Представление о физиологии как «малодарвинистской» науке имело широкое распространение. Перелом в мышлении физиологов произошел благодаря трудам Г. Гельмгольца, И. М. Сеченова, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, Ч. Шеррингтона, показавшим плодотворность идеи эволюции для прогресса физиологии. Уже

<sup>1</sup> К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 29, стр. 276.

<sup>2</sup> И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. IV. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 19.

в конце XIX в. появляются первые экспериментально-физиологические исследования, выполненные в свете эволюционной теории Дарвина (И. И. Мечников, А. О. Ковалевский, И. Р. Тарханов, Н. Е. Введенский, Н. Ф. Белецкий, В. Прейер).

Термин «эволюционная физиология» впервые применил в 1914 г. А. Н. Северцов<sup>1</sup>. Перед эволюционной физиологией, опирающейся на данные сравнительной и эмбриофизиологии, встали вопросы филогении и онтогенеза функций.

На всех этапах развития эволюционного направления в физиологии в центре внимания исследователей стояло изучение проблем приспособительной эволюции функций, нервно-мышечной системы, дыхательной функции крови и обмена веществ, физиологии пищеварения, дыхания и кровообращения, выделительной системы (физиологические основы водно-солевого равновесия в организме) и регуляторных механизмов. В результате были установлены некоторые общие закономерности эволюции физиологических функций.

Если на Западе изучение эволюции функций осуществлялось в рамках традиционной сравнительной физиологии (Л. Проссер, Ф. Браун, 1957, 1967), то в СССР эволюционное направление в физиологии оформилось в новую научную дисциплину — эволюционную физиологию, ставшую, по словам Е. М. Крепса, «детисчем советской науки»<sup>2</sup>. Советская эволюционная физиология не ограничивается изучением эволюции функций. Она стремится раскрыть сущность функциональной эволюции: почему именно так, а не иначе шло формирование и развитие функций и в чем сущность этого процесса.

Выдающуюся роль в создании и организационном оформлении эволюционной физиологии сыграл Л. А. Орбели. Его программный доклад «Основные задачи и методы эволюционной физиологии» (1955) явился итогом всего предшествующего развития физиологии в свете теории эволюции.

Наиболее интенсивно разрабатываемой областью эволюционной физиологии стали нейрофизиология и физиология высшей нервной деятельности. Советские физиологи, и прежде всего Л. А. Орбели и П. К. Анохин<sup>3</sup>, сделали некоторые оригинальные обобщения о закономерностях эволюции функций нервной системы и физиологических механизмов поведения. Орбели принадлежит заслуга формулирования фундаментальной концепции функциональной эволюции, раскрывающей пути развития физиологических функций. В основе ее лежат два принципа. Эволюция функции не сводится к простой смене одной функции другой; в процессе развития и совершенствования функций старые функциональные отношения не исчезают бесследно, а сосуществуют с позднее возникшими, филогенетически более молодыми функциональными отношениями. Старые функциональные отношения оказываются заторможенными, замаскированными, но проявляются при нарушении нормального физиологического состояния организма. Богатый и наглядный материал в этом отношении доставляет клиника нервных и психических заболеваний. Другим важным принципом функциональной эволюции является все большее подчи-

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Современные задачи эволюционной теории.— Собр. соч., т. 3. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1945, стр. 276.

<sup>2</sup> Е. М. Крепс. Развитие эволюционной физиологии и эволюционной биохимии в СССР.— Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1967, т. III, № 5, 373.

<sup>3</sup> За монографию «Биология и нейрофизиология условного рефлекса» (1968) П. К. Анохину в 1972 г. была присуждена Ленинская премия.

нение рабочих аппаратов органов и тканей управлению со стороны нервной системы.

Используя понятие о функциональной системе как единице интегральной деятельности организма, П. К. Анохин (1944, 1948) сформулировал концепцию системогенеза в качестве закономерности эволюционного процесса. Согласно теории системогенеза, онтогенетическое развитие происходит избирательно, посистемно. Первыми созревают функциональные системы и их отдельные компоненты, обеспечивающие животному наиболее важные приспособительные функции. Так, к моменту рождения у человека оказываются созревшими функциональная система дыхания и питания, у морской свинки дополнительно к этому — аппараты, обеспечивающие прыжок, у цыпленка — клевание. Такое формирование системы происходит даже тогда, когда органы в целом еще не созрели.

Идеи А. Н. Северцова и А. Ф. Самойлова сыграли решающую роль в формировании московской школы сравнительных физиологов во главе с Х. С. Коштойнцем. К числу важных достижений эволюционной физиологии следует отнести создание Коштойнцем (1947, 1951, 1961) энзимо-химической гипотезы нервного возбуждения, исследования А. Г. Гинецинского по эволюции нервно-мышечного аппарата (1942, 1947, 1950, 1970) и выделительной функции (1963) и работы А. М. Уголева (1961, 1963, 1967) по изучению происхождения пищеварительной функции и ее приспособительной эволюции.

Значение эволюционно-физиологических исследований особенно возрастает в век современной научно-технической революции, когда создаются условия, настолько отличающиеся от природных, что они могут изменить нормальный ход жизни на Земле. Изучение влияния этих условий на жизненные функции является одной из важнейших практических задач эволюционной физиологии.

\* \* \*

Рассмотренные направления и наиболее важные результаты исследований по физиологии животных и человека, относящиеся к первой половине XX столетия (а специально физиология человека — ко второй), позволяют говорить о качественно новом этапе в развитии этой науки. Наиболее характерной его особенностью явилось то, что физиологи, не ограничиваясь изучением деятельности отдельных органов, стали стремиться к познанию функций целостного организма, к уяснению механизмов объединения и согласования всей совокупности жизненных процессов. Другой не менее характерной особенностью этого этапа можно считать широкое проникновение в физиологию химических и физико-химических представлений и установление специфической роли ряда физиологически активных веществ и ионов в динамике жизненных процессов. Отличительной чертой физиологии XX в. следует признать также установление прочных связей с запросами практики и прежде всего использование ее достижений в клинической и профилактической медицине и животноводстве.

Исследование проблем физиологии целостного организма требовало понимания регуляции функций органов и тканей и выяснения процессов, совершающихся в центральной нервной системе. Решение этих задач стало возможным благодаря возникновению в начале XX в. нескольких оригинальных направлений, связанных с открытием условных рефлексов и созданием стройного учения о высшей нервной деятельности. Впервые в истории науки деятельность больших полушарий головного мозга как ор-

гана мысли стала объектом систематического экспериментального изучения. Важнейшее значение имели классические исследования интегративной деятельности центральной нервной системы, анализ закономерностей протекания возбуждения и торможения, установление рефлекторной регуляции положения тела в пространстве и изучение функций мозгового ствола. Благодаря этим достижениям принцип нервизма обогатился пониманием функций центральной нервной системы, в частности коры больших полушарий головного мозга и подкорковых образований.

Доказательства химического взаимодействия органов, тканей и клеток, выяснение функционального значения гормонов, витаминов, медиаторов произвели переворот в представлениях о регуляции функций в организме. Объединение сложившихся на этой основе представлений о химической регуляции с принципом нервизма привело к созданию широкой концепции нервно-гуморальной регуляции. Эта концепция в свою очередь значительно расширила понимание жизнедеятельности целостного организма и послужила основой для успешного исследования таких его состояний, как сон, голод, жажда, чувства ярости, страха, боли.

## Глава 4. ЭТОЛОГИЯ

Начиная с середины 30-х годов одним из основных направлений в изучении поведения животных стала этология (от греч. слова *êthos* — характер, нравы), занимающаяся «объективным изучением инстинктивных движений» (Н. Тинберген, 1951) или, по определению другого крупнейшего этолога, К. Лоренца, «морфологией поведения животных». Сущность этологического подхода к изучению поведения состоит в детальном сравнительном описании инстинктивных действий, выяснении их таксономического и приспособительного значения, в определении роли врожденных и приобретенных компонентов в формировании целостного поведения, в исследовании значения инстинктивного поведения в организации общественной жизни и эволюции вида.

Возникшая на базе зоологии, этология унаследовала характерные для нее полевые методы исследования. В своих работах этологи опираются прежде всего на наблюдения и тщательное описание поведения животных в характерных для данного вида условиях. Тот же принцип исследования в адекватных условиях перенесен и в экспериментальные методики. В отличие от представителей многих других научных направлений, занимающихся изучением поведения (американские зоопсихологи, например, используют только лабиринты, проблемные ящики и т. п.), этологи пользуются широким набором методик. Характерной особенностью этологии является также включение в исследование обширного видового состава изучаемых животных.

### Основополагающие труды

Этология оформилась как самостоятельная наука в 30-х годах нашего века.

Однако еще в XIX в. был выполнен ряд исследований, предвосхитивших современные представления. Огромную роль в развитии этологии сыграл сравнительный метод, впервые примененный к исследованию поведения Ч. Дарвином. В книге «О выражении ощущений у человека и животных» (1882) он обобщил результаты своих наблюдений над «выразительными» движениями животных и человека, заложив основу сравнительного исследования поведения.

Значение сравнительного метода для изучения поведения было затем показано в трудах русского зоопсихолога В. А. Вагнера. Ему принадлежит изучение построек насекомых и птиц, не утратившее своего значения и в наше время. В. А. Вагнер пришел к выводу, что степень сходства построек (например, у пауков) отражает степень систематической близости видов. Он смог проследить эволюцию общих черт строительной деятельности у дивергировавших миллионы лет назад таксономических групп животных. Представления Вагнера об эволюционном происхождении инстинктов и значении сравнительного изучения поведения для ре-

шения вопросов филогении предвосхитили ряд положений современной этологии. В своей двухтомной монографии «Биологические основы сравнительной психологии» он писал: «Если инстинкты по своим основным свойствам и своему генезису подлежат тем же законам развития, которым следуют морфологические признаки, то из этого уже само собой следует, что их сравнительное изучение может и должно иметь совершенно такое же значение для вопросов филогении, как и данные сравнительной морфологии»<sup>1</sup>. Вагнера по праву можно считать одним из крупнейших продолжателей Ч. Дарвина.

### Изучение врожденных форм поведения

Непосредственное влияние на формирование этологии оказали работы английского ученого Д. Спальдинга. Изучая формирование способности птиц к полету, он помещал птенцов ласточек в такие тесные клетки, что птенцы были совершенно лишены возможности летать. Потом он выпускал их на волю в том возрасте, когда ласточки обычно начинают летать. Оказалось, что эти птенцы ничем не отличались от контрольных. На основании своих экспериментов Спальдинг высказал предположение (1873), что наряду с поведением, формируемым путем обучения, существуют и некоторые врожденные его формы.

Изучение врожденных форм поведения было продолжено американским зоологом Ч. Уитменом. На основе многолетних наблюдений (в основном на горлицах) он пришел к выводу, что инстинктивные формы поведения животных настолько константны, что, подобно многим морфологическим особенностям, могут служить таксономическими признаками. Таковы, например, сосательные движения голубей во время питья — один из самых характерных признаков этого семейства. Подобные же врожденные формы поведения на многих видах животных исследовал О. Хейнрот в Германии. Он опубликовал ряд работ (1910, 1918, 1938) о значении отдельных форм поведения для таксономической оценки видов. Как ему удалось показать, некоторые формы двигательной активности, такие, как чистка перьев, отряхивание, почесывание, птицы выполняют без предварительного опыта — по видоспецифичному стереотипу. Подобные неизменные формы врожденного поведения были впоследствии подробно изучены этологами.

Существенное влияние на последующее развитие этологии оказали исследования ученика Уитмена У. Крэга, обобщенные в работе «Влечения и антипатии как составляющие инстинкта» (1918). Он одним из первых указал, что поведение зависит не только от действующих на животное раздражителей, но и от его внутренних потребностей. Крэг подразделил инстинкты на влечения, или побуждения, требующие удовлетворения, поисковое поведение и завершающее действие, которое осуществляется после того, как раздражитель найден. Выполнение завершающего действия приводит, по Крэгу, к снижению или полному исчезновению побуждения.

<sup>1</sup> В. А. Вагнер. Биологические основы сравнительной психологии, т. II. СПб., 1914, стр. 308.

## Изучение инстинктов как систематических признаков

Ведущая роль в создании и развитии этологии как самостоятельной науки принадлежит австрийскому ученому К. Лоренцу<sup>1</sup>, работы которого начиная с середины 30-х годов заложили основы этой отрасли знания.

Рассматривая стабильные видоспецифические формы инстинктивного поведения, Лоренц (1935) указывал, что зачастую они оказываются филогенетически более древними и охватывают более широкую группу животных, чем некоторые морфологические признаки, на которых основывается систематика. Например, у ночной цапли рода *Nycticorax* церемония приветствия аналогична таковой у южноамериканской цапли рода *Cochlearius*, что указывает на их общее происхождение. Морфологическая же структура, связанная с осуществлением этой церемонии, — оперение головы — устроена у этих видов совершенно по-разному, что свидетельствует в пользу ее более позднего возникновения. В статье «Сравнительное изучение поведения» (1939) Лоренц показал, насколько расширяются возможности систематики, если в качестве таксономических признаков использовать особенности поведения. Они позволяют, в частности, дифференцировать виды, совершенно не различающиеся морфологически. Вскоре Лоренц подтвердил этот тезис, изучив церемонии ухаживания у 16 видов уток (1941). Впоследствии в этом направлении было выполнено значительное количество исследований.

К константным формам инстинктивного поведения относятся различные церемонии, характерные для брачного, родительского, территориального и общественного поведения животных. Дж. Хаксли (1914), описавший, как самец чомги (*Posiceps cristatus*) во время тока «преподносит» самке веточку водорослей, назвал такие реакции «ритуальными действиями» или «ритуалами». Ритуалы проявляются в строго стереотипной форме у всех особей данного вида, в том числе и у тех, которые выросли в неволе и не имели общения со своими сородичами. Позднее было установлено, что существует несколько основных типов ритуалов, которые у разных животных выполняют одну и ту же функцию, хотя могут очень значительно различаться по внешнему выражению. Так, для животных, образующих индивидуализированные союзы, характерен ритуал, сигнализирующий партнеру о сохранении семейных уз. Был изучен другой важнейший вид ритуального поведения, характерный для представителей большого количества систематических групп, — угрожающие демонстрации самцов, конкурирующих из-за гнездовой территории или самки.

## Исследование механизмов инстинктивных реакций

В результате тщательного наблюдения и описания инстинктивного поведения Лоренц выдвинул ряд соображений о его внутренних механизмах. По его представлениям (1947), осуществление инстинктивного поведения связано с непрерывным накоплением специфической энергии в соответствующих нервных центрах. Обычно разрядке этих центров препятствует некий тормозный механизм — «замок». При действии специфических раздражителей, называемых ключевыми или релизерами, приходит в действие так называемый врожденный размыкающий механизм, который устраняет торможение и способствует разрядке соответствующих центров.

<sup>1</sup> За исследования в области этологии К. Лоренцу совместно с Н. Тинбергеном и К. фон Фришем была присуждена в 1973 г. Нобелевская премия.



Представление о ключевых раздражителях в значительной мере формировалось в результате изучения ритуального поведения. Было показано, что ритуальное поведение управляется строго определенными позами, движениями и другими сигналами. В состав этих сигналов входят специфические звуки, запахи, а также некоторые морфологические признаки, которые могут подчеркивать выразительность ритуальных действий. Так, яркая брачная окраска самцов многих видов животных служит средством усиления их токовых движений, а темно-бурая окраска головы обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*) подчеркивает ее угрожающие позы. В других случаях эти же признаки служат, например, для опознавания партнеров, родителей детьми и т. д. Этологи, исследовавшие этот вопрос, пришли к выводу, что помимо врожденных действий у животных существует врожденное опознавание.

Было выяснено, что для многих реакций ключевыми раздражителями являются морфологические признаки. Так, например, голландский этолог Н. Тинберген<sup>1</sup> показал, что самцы трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*), защищая свою территорию, реагируют на строго специфический признак самца своего вида — красное брюшко. Если на территорию, занятую этой рыбкой, поместить точную модель самца, но с брюшком другого цвета, никакого столкновения не произойдет. Напротив, самая грубая модель подвергнется яростному нападению, если внизу у нее есть красное пятно. По выражению этологов, такие сигнальные раздражители подходят к соответствующим реакциям поведения, как «ключ к замку», «высвобождая» многие весьма сложные акты поведения без специального обучения.

Сходные представления о механизмах инстинктивных реакций параллельно с Лоренцем развивал Тинберген, ныне работающий в Оксфорде (Англия). Следуя представлениям Крэга, он предложил следующую гипотезу об «иерархии инстинктов» (1951): под влиянием ряда нервных и гуморальных факторов у животного возникает определенное внутреннее состояние (побуждение или влечение, по У. Крэгу), например, чувство голода или полового возбуждения; одновременно начинает расти возбудимость ряда нервных центров. Затем происходит разрядка центра поискового поведения, и животное начинает искать соответствующие его внутреннему состоянию раздражители — пищу или самку. Когда эти раздражители, обладающие определенными специфическими свойствами (релизеры), будут найдены, произойдет разрядка центра, занимающего следующую иерархический уровень. В результате совершится завершающее действие — овладение пищей или совокупление. Существовало, что, согласно этой гипотезе, центры одних реакций поведения могут быть подавлены другими. Например, если у самца чайки во время ухаживания за самкой усиливается возбуждение центра голода, он может прекратить брачные демонстрации и отправиться на поиски отсутствующего корма. В данном случае поведение определяется не присутствием внешнего раздражителя, а соответствующим внутренним побуждением.

Приведенная схема дает лишь обобщенное представление о структуре инстинктивных реакций, и в пределах каждого звена этой цепи в свою очередь существует своя иерархия. Так, Д. Бэрэндс еще в 1941 г. описал «иерархию поисков», когда поисковое поведение приводит не к завершающему акту, а стимулирует следующий этап поискового поведения.

<sup>1</sup> За исследования в области этологии Н. Тинберген совместно с К. Лоренцом и К. фон Фришем были удостоены в 1973 г. Нобелевской премии.

На основе этих представлений этологи пытались объяснить обнаруженные ими спонтанные проявления инстинктивных реакций.

К. Лоренц (1937) описал поведение выращенного им скворца. Птица, которую хорошо кормили, но нацело лишили возможности ловить насекомых, гонялась за несуществующими мухами и «вхолостую» проделывала весь комплекс движений, связанных с их поимкой и умерщвлением. Лоренц сделал предположение, что в этих случаях возбудимость соответствующих центров возрастает настолько, что их разрядка происходит в отсутствие специфического раздражителя. Значительное влияние на формирование его представлений оказали работы Э. Хольста (1935, 1937), обнаружившего спонтанный характер нервных процессов, связанных с регуляцией некоторых форм двигательной активности (например, сокращений сегментов тела земляного червя при ползании). На этом основании Лоренц (1937) высказал мнение о невозможности рассматривать инстинкт как простой «рефлекторный механизм».

Представления этологов о спонтанном проявлении инстинктивных реакций в свое время были встречены с большим недоверием. Оказалось, однако, что описанные факты не противоречат данным физиологии центральной нервной системы. Как показал А. А. Ухтомский<sup>1</sup> (1932), стационарное возбуждение, складывающееся в какой-нибудь группе нервных клеток, обеспечивает облегчение проведения возбуждения в соответствующие эффекторы. Поэтому вполне допустимо, что доминантный очаг возбуждения, образовавшийся под влиянием гуморальных факторов в каком-нибудь безусловнорефлекторном центре, может разрядиться в ответ на самые различные неспецифические раздражители. Не исключено, что именно таков механизм реакций «вхолостую» (Л. В. Крушинский, 1960).

Вместе с тем этологи не отрицают значения рефлекторного принципа в организации поведения. Так, К. Редер (1953, 1955) указывал, что по существу первые элементы, лежащие в основе спонтанного и рефлекторного поведения, различаются лишь по степени возбудимости. Порог раздражения первых может быть настолько низок, что инстинктивная реакция способна осуществляться помимо видимых внешних раздражителей.

Влияние уровня возбуждения нервных центров на характер протекания инстинктивных реакций было подтверждено работами немецких ученых Э. Хольста и У. Сент-Пол (1960). В зависимости от локализации раздражаемой электрическим током структуры ствола мозга кур они наблюдали либо элементарные реакции поведения (клевание, повороты головы) или целостные сложные акты поведения (ухаживание за отсутствующими самками). Сложные реакции протекали менее константно, чем простые. Они зависели от состояния животного, от предшествующих раздражений, от напряжения тока и всей совокупности действовавших на животное раздражителей. Например, при слабом раздражении петух бросался на стоящее рядом чучело хорька, на которое до этого не обращал внимания; при усилении раздражения эта реакция появлялась даже в ответ на неспецифический раздражитель, например кулак.

#### **Соотношение врожденных и приобретенных компонентов поведения**

Одна из важнейших проблем, в разработку которых исследования этологов внесли достаточную ясность,— проблема взаимоотношения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании пове-

<sup>1</sup> За исследования по нейрофизиологии А. А. Ухтомский был удостоен в 1931 г. Ленинской премии.

дения. Первую попытку экспериментального изучения этой проблемы на животных представляют известные опыты Ф. Кювье (1842), показавшие, что бобренок, воспитанный в изоляции от особей своего вида, проявлял ряд характерных приемов строительного поведения. Наблюдения Кювье были подтверждены исследованиями шведского зоолога Л. Вильсона (1971), который детально изучает формирование поведения бобров в природе и в условиях изоляции.

К такого же рода работам относятся и вышеупомянутые исследования Д. Спальдинга (1872) на птицах, представления которого были подтверждены и расширены Л. Морганом (1899). Последний дал не только сводку работ о взаимоотношениях между врожденными и индивидуально приобретенными компонентами в формировании поведения, но и предпринял блестящую попытку рассмотреть эволюционное значение соотношения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов.

Согласно Моргану, зависимость между наследственными и ненаследственными изменениями поведения сводится к следующему: изменение условий существования вида вызывает ненаследственные адаптивные изменения. Те особи, «природная пластичность» которых является наиболее адекватной происшедшим изменениям среды, выживают; особи, пластичность которых недостаточна для изменения их поведения в новых условиях, будут иметь меньший шанс выжить. Сами по себе ненаследственные, модификационные изменения, согласно мнению Моргана, не передаются последующим поколениям. Однако всякие наследственные изменения, по направлению сходные с этими модификациями, поддерживают их и благоприятно влияют на организм.

Таким образом модификационная изменчивость создает условия для направленного действия естественного отбора по пути ненаследственного адаптивного приспособления организма. Отсутствие экспериментальных доказательств гипотезы Моргана о роли фенотипической и генотипической изменчивости в эволюции поведения явилось причиной того, что его идеи не обратили на себя внимания его современников. Фактически они получили дальнейшее развитие лишь в сравнительно недавнее время (теоретические представления В. С. Кирпичникова, Е. И. Лукина о «косвенном» отборе, теория стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена).

Основа экспериментального исследования роли врожденных и приобретенных компонентов в формировании поведения была заложена в начале XX в. С развитием генетики стало возможным исследовать генетическую обусловленность признаков поведения при помощи гибридологического анализа поведения животных. Вместе с тем, большой материал, накопившийся к 30—40-м годам, совершенно ясно свидетельствовал и об огромной роли внешних факторов в формировании поведения.

Выдающиеся исследования по этой проблеме выполнены в СССР А. Н. Промптовым (1937—1956). Будучи генетиком, учеником С. С. Четверикова и Н. К. Кольцова и одновременно орнитологом, Промптов детально изучил роль врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании различных биоконплексов активности у птиц и пришел к выводу, что врожденные и индивидуально приобретенные рефлексные объединения в единые координированные цепи актов поведения.

В начале 30-х годов И. П. Павловым был поставлен первый эксперимент, с помощью которого он рассчитывал подойти к изучению изменчивости и наследственности высшей нервной деятельности. Щенки двух пометов собак были воспитаны в совершенно различных условиях: часть щенят росла в условиях полной изоляции, другая — на свободе. К годо-

валому возрасту поведение собак обеих групп было резко различным. Первые оказались весьма трусливыми, вторые не проявляли признаков пассивно-оборонительной реакции. На основании этих опытов Павлов пришел к выводу, что для формирования нормальной высшей нервной деятельности животного необходимо, чтобы оно изжило «рефлекс естественной осторожности», присущий всем молодым животным до наступления полового созревания. В противном случае он сохраняется практически на всю жизнь. В результате животное оказывается в значительной степени неполноценным в своих реакциях на все новые раздражители. Павлов считал, что этот вывод имеет большое практическое значение для педагогики.

Расширенную программу изучения поведения в свете эволюционной теории Дарвина в 30—40-х годах проводил Л. А. Орбели. К изучению эволюции поведения он подошел с позиции своей оригинальной концепции о функциональных перестройках высшей нервной деятельности в фило- и онтогенезе, рассматривая поведение как сложное динамическое взаимодействие двух компонентов — врожденного и приобретенного. Исследования Л. А. Орбели и его школы в этом направлении продолжались более 10 лет. Им были созданы новые лаборатории по изучению поведения насекомых, птиц и антропоидов.

Изучая высшую нервную деятельность в онтогенезе, Орбели высказал положение о «дозревании» врожденных форм поведения<sup>1</sup> и отмечал решающую роль некоторых ранних стадий онтогенеза во всем дальнейшем развитии поведения животных. «Это вклинивание приобретенных форм деятельности на ранних этапах развития нервной системы я считаю нужным особенно подчеркнуть... потому, — пояснял Орбели, — что в истории развития позднее возникающих врожденных реакций этот момент должен играть и играет большую модифицирующую роль, изменяя, быть может, самый ход развития некоторых врожденных комплексов»<sup>2</sup>. Представление Орбели о завершении формирования ряда безусловных рефлексов в постнатальном онтогенезе под влиянием условнорефлекторной деятельности дает возможность подойти к уяснению природы и механизмов импринтинга (раннее запечатление). Таким образом, уже в 1941 г. Орбели высказал ряд важнейших положений относительно некоторых общих закономерностей формирования поведения, которые в дальнейшем получили подтверждение.

Л. В. Крушинский (1938) изучил генотипическую обусловленность оборонительных реакций у собак. Результаты исследования показали, что активно- и пассивнооборонительные реакции наследуются как независимые доминантные или неполностью доминантные признаки. Оказалось, что проявление и выражение реакций поведения зависит от различного функционального состояния основных нервных процессов — возбуждения и торможения. Выяснилось также, что у собак существуют две формы оборонительного поведения — индивидуально приобретенная и врожденная. Генотипическая обусловленность оборонительного поведения была подтверждена на собаках У. Торпом (1944) и на лисицах Д. К. Беляевым и Л. Н. Трут (1964). Однако дальнейшие исследования показали, что обе формы оборонительного поведения развиваются в тесной зависимости как от генотипа, так и от условий воспитания.

<sup>1</sup> Л. А. Орбели. Эволюционный принцип в применении к физиологии центральной нервной системы (1941). — Избр. труды, т. 1. М.—Л., 1961.

<sup>2</sup> Там же, стр. 180.

животного. В условиях изолированного воспитания проявление и степень выражения оборонительных реакций поведения собак находятся в тесной зависимости от их генотипа. Точно так же даже в самых благоприятных условиях внешней среды, обогащенных многообразными внешними раздражителями, могут вырасти трусливые животные, если они происходят от особей, отягощенных соответствующим генотипом (Л. В. Крушинский, 1944). Эти факты дали основание рассматривать реакции поведения только как результат теснейшего переплетения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Весь вопрос в том, каков удельный вес тех и других в формировании поведения каждого отдельного индивидуума. Стало очевидным, что акты поведения, которые могут формироваться при различном соотношении врожденных и индивидуально приобретенных компонентов, имеющих в то же время сходное внешнее выражение, должны быть обозначены в отличие от инстинктов и условных рефлексов каким-то особым термином. Л. В. Крушинский (1946) предложил именовать их унитарными реакциями поведения. Введением понятия унитарной реакции вся гамма сходных в своем выражении актов деятельности животных, каждый из которых формируется при различном сочетании индивидуально приобретенных и врожденных компонентов, охватывается единым термином.

В сущности такой подход к анализу поведения животных отражает общее представление генетиков о роли врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании признаков как нормы реакции организма и дает дополнительное обоснование представлению о роли модификационной изменчивости в эволюции инстинктов. Адаптивные индивидуально приобретенные реакции поведения характеризуются, вероятно, наиболее широкими нормами приспособления организма к постоянно меняющимся условиям среды. Однако в популяции животных степень приспособляемости отдельных особей к изменяющимся условиям среды чрезвычайно различна. Поэтому концепция стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена, вероятно, наиболее применима к поведению животных. Различные адаптивные нормы реакций поведения, подвергаясь действию отбора, могут в самый короткий срок изменить соотношение врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании унитарной реакции и стабилизировать ее в зависимости от изменившихся условий среды. Это может создать впечатление кажущегося наследования индивидуально приобретенного поведения. На самом деле весь процесс сводится к перестройке удельного веса врожденных и приобретенных компонентов унитарных реакций под действием отбора. Чем выше удельный вес врожденных компонентов в формировании того или другого акта поведения, тем больше оснований рассматривать его как инстинкт.

Исследуя врожденные координированные акты поведения, этологи обнаружили, что многие из них в значительной мере определяются индивидуальным опытом. К. Лоренц отмечал, что «... при проявлении чрезмерно многих реакций поведения тесно переплетаются инстинктивные и приобретенные звенья, т. е. во врожденно обусловленную цепь инстинктивного поведения в местах, тоже наследственно обусловленных, включаются индивидуально приобретенные компоненты»<sup>1</sup>. При этом он обнаружил (1935, 1937, 1965), что наряду с обычным обучением, проис-

<sup>1</sup> K. Lorentz. Über die Bildung des Instinkt begriffes.— Naturwiss. Jahrg., 1937, Bd. 25, 289.

ходящим на протяжении всей жизни животного, существует форма приобретения индивидуального опыта, ограниченная строго определенным («чувствительным») периодом онтогенеза. В этот период животное «фиксирует», запечатлевает раздражитель, на который впоследствии будет осуществляться та или иная врожденная реакция. Классический пример запечатления представляет собой формирование реакции следования за матерью у птенцов выводковых птиц. Сама эта реакция является врожденной, но в течение первых часов после вылупления птенцы должны «запечатлеть» облик матери. Если в этот период утята не увидят утки, то впоследствии будут ее бояться. Более того, у животного, не встретившего подходящего для запечатления объекта, дальнейшее общественное поведение будет резко нарушено: оно будет избегать контактов со всеми живыми существами. Если же в это время они увидят какой-нибудь движущийся предмет, то начнут реагировать на него как на свою мать и будут всюду следовать за ним.

К. Лоренц (1937) указывал, что по своим свойствам запечатление резко отличается от обычного обучения. Он сравнивал формирование поведения с процессом дифференциации органов в онтогенезе. Наличие чувствительного периода является в обоих случаях необходимым условием для осуществления определенной формообразовательной реакции. Наиболее подробно эта проблема изложена в монографии Лоренца «Эволюция и изменчивость поведения» (1965), где дан критический анализ представлений отдельных этологических школ, а также американских психологов, резко ограничивающих значение врожденных форм поведения.

Анализ вопроса о сроках и способах включения индивидуально приобретаемых компонентов во врожденные схемы поведения представляет большие трудности, особенно у млекопитающих, где эти компоненты наиболее тесно переплетаются. Для его решения этологи применяют метод воспитания животных в условиях, исключающих возможность воздействия определенных факторов в сочетании с изучением форм поведения у взрослых животных. У. Торп (1958) и Р. Хайнд (1958) изучили формирование структуры песни у птиц, в которой тесно переплетаются врожденные и индивидуально приобретенные компоненты. Эти исследования подтвердили данные, полученные А. Н. Промптовым и Е. В. Лукиной (1945). Использование метода изолированного воспитания дало много нового и в изучении общественных отношений у животных. Так, исследования Г. Харлоу (1962) показали, что у самок резусов, выращенных в условиях изоляции, оказывается резко нарушенным материнский инстинкт. Они совершенно равнодушны, если не враждебны, к своему потомству.

Таким образом, исследования формирования поведения животных, выполненные в значительной степени независимо друг от друга физиологами, этологами и генетиками, привели к сходным результатам.

Изучение поведения животных в этолого-экологическом плане в последние годы получило широкое развитие в Советском Союзе. Объективным показателем этого явилось Первое всесоюзное совещание по экологическим и эволюционным аспектам поведения животных, созданное по инициативе Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова и кафедры зоологии позвоночных животных биологического факультета Московского государственного университета в 1972 г. в Москве.



## Этология и эволюционная теория

С момента своего возникновения этология развивалась в тесной связи с эволюционным учением. Руководствуясь его принципами, этологи, в свою очередь, накапливали фактический материал об основных закономерностях эволюции поведения.

Изучение генетики популяций подтвердило и расширило первоначальные представления о тех микроэволюционных процессах, которые осуществляются в популяциях и лежат в основе изменчивости и видообразования (см. главу 17). В настоящее время точно установлено, что к числу основных факторов микроэволюции относятся изоляция и миграция. Исследования этологов вскрыли важную роль поведения животных в их осуществлении. В частности, Ч. Карпентер (1972), изучавший общественную организацию приматов разных видов, описал одиночно живущих или объединенных в группы самцов, изгнанных из своих сообществ. По наблюдениям Д. Шаллера, в группировках свободно живущих горилл время от времени появлялись новые животные, как правило, самцы. Они не вызвали агрессии со стороны постоянных членов группы и могли спариваться с самками. Обобщение данных, полученных этологами, привело Э. Майра (1965) к выводу, что основным фактором изоляции является несовместимость полового поведения у животных разных видов. Особенно важную роль этот механизм играет у близких видов, обитающих на одной территории. Наиболее существенно в этом случае правильное опознавание партнера для спаривания. У некоторых видов уток этологи обнаружили существование по крайней мере двух типов механизма опознавания. Ф. Шутц (1964) установил, что у селезней важную роль играет запечатление: они стремятся спариваться с утками того же вида, к которому принадлежали их родители. У самок правильное опознавание партнера обеспечивается наличием врожденной реакции на ключевой раздражитель — вторичные половые признаки самца.

Интересные данные получены при изучении поведения близких видов, ареалы которых частично перекрываются. В. Блейр (1955), например, показал, что в популяциях квакш *Microhyla olivacea* и *M. carolinensis*, обитающих на одной территории, звуковая сигнализация различается гораздо сильнее, чем у обитающих раздельно. Как известно, у амфибий звуковые сигналы служат для привлечения самцом самки. Вероятно, увеличение различий в сигнализации у симпатических популяций является средством половой изоляции этих видов, развившейся под действием естественного отбора. Сотруднице Н. Тинбергена С. Кроссли (1964) удалось экспериментально подтвердить это предположение. В смешанной популяции *Drosophila melanogaster*, состоящей из мух двух линий — vestigial и ebony, в течение 40 поколений проводился строгий антигибридный отбор. В результате процент межлинейных скрещиваний резко снизился и практически была достигнута полная изоляция обеих линий. Проанализировав поведение мух, Кроссли убедилась, что изоляция достигнута не только за счет роста избирательности самок, но и за счет повышения чувствительности самцов к отпору, оказываемому им самками. Эта работа наглядно демонстрирует роль отбора в формировании признаков поведения, обеспечивающих половую изоляцию популяций даже в пределах одного вида.

Существенным вкладом этологии в развитие эволюционного учения явилось сравнительное изучение приспособительного значения признаков поведения у близкородственных видов. Это направление исследований



особенно характерно для школы Тинбергена, в течение многих лет изучающей поведение разных видов морских птиц. Основная цель этих работ — попытка выяснить, каким образом отдельные реакции поведения способствуют сохранению вида и под влиянием каких факторов среды сформировались в процессе естественного отбора эти признаки в их современном виде. В качестве примера таких исследований можно указать на работу, позволившую выявить характерные различия в ритуале ухаживания и угрозы у моевок (*Rissa tridactyla*) и обыкновенных чаек (*Larus ridibundus*), описанные Тинбергеном и его сотрудниками.

В центре внимания школы Тинбергена стоит также проблема многообразия форм приспособления животных к борьбе с хищниками. Оказалось, что необходимость противостоять хищникам накладывает отпечаток практически на все стороны поведения морских птиц — выбор места гнездования, плотность колонии, синхронность периодов откладки яиц, многие особенности поведения птенцов. В последние годы подобные исследования Тинберген проводит и на других животных, в частности, на африканских млекопитающих в Серенгети (Танзания).

### Изучение структуры сообществ

Одно из основных направлений этологии — изучение общественной жизни животных. Начало ему положили работы К. Лоренца «Об общественном поведении галок» (1928) и «Компаньон в мире птиц» (1935). Эти исследования развиваются в двух планах. Для школы Лоренца они послужили толчком к сравнительному изучению общественных отношений у животных разных видов. В школе Тинбергена общественные отношения рассматриваются в плане современных проблем эволюционного учения. Д. Темброк (1962, 1965) особое внимание уделил различным средствам общения между животными в сообществе.

Классификация сообществ была проведена в основном этологами школы Лоренца, обратившими внимание на необходимость их отличия от скоплений (агрегаций). В качестве одного из основных критериев классификации была принята способность членов сообщества узнавать друг друга. Сообщество животных, персонально не знающих друг друга, Д. Крамер (1950) назвал анонимным. Это могут быть довольно многочисленные группы, к примеру, объединения перелетных птиц. Анонимные сообщества, члены которых не проявляют агрессивных действий по отношению к вновь присоединившимся особям своего вида, получили название открытых (И. Эйбль-Эйбесфельдт, 1967; У. Виклер, 1967). Однако в таком сообществе могут быть и группы животных, знающие друг друга персонально. Например, в колониях птиц, размножающихся на небольшой территории, каждая пара знает друг друга и своих птенцов.

Другой тип анонимного сообщества — закрытое. Хотя его члены персонально не знают друг друга, они отличают животных, принадлежащих к другому сообществу (И. Эйбль-Эйбесфельдт, 1967; У. Виклер, 1967). Типичным примером закрытого сообщества могут служить колонии пасюков (*Rattus norvegicus*). При появлении чужака на территории колонии все ее члены набрасываются на него и либо изгоняют, либо убивают. Признаком, по которому крысы отличают своих от чужих, является специфический для каждой колонии запах. Если крысу натереть подстилкой, взятой из чужой колонии, она сейчас же будет убита крысами, с которыми до сих пор жила в полном мире (К. Лоренц, 1963; Эйбль-Эйбесфельдт, 1963, 1967).

Более высоким типом общественной организации являются индивидуализированные сообщества, каждый член которых знает всех остальных. Это знание достигается только на основании индивидуального опыта.

Разработка классификации сообществ способствовала изучению основных факторов, лежащих в основе их организации, — общественного инстинкта и внутривидовой агрессии. Общественный инстинкт, определяющий образование сообщества любого типа, объединяет животных в группы, стада, стаи, колонии, касты, семьи и пары. Этологи установили, что у животных многих видов общественные отношения формируются в процессе онтогенеза при наличии по крайней мере двух основных условий: во-первых, врожденных механизмов, позволяющих устанавливать контакты с особями своего вида при помощи определенных сигналов; во-вторых, определенного чувствительного периода онтогенеза, когда происходит запечатление детьми вида родителей, которое будет определять характер общественных взаимодействий взрослых животных.

Как ни велико значение общественного инстинкта для установления внутривидовых контактов между животными, образование стабильных общественных группировок невозможно без внутривидовой агрессии, которая оказывает разностороннее влияние на жизнь сообщества. Было выяснено, что агрессия обеспечивает прежде всего изоляцию отдельных групп животных в пределах одной популяции и препятствует перемешиванию стай животных одного вида при их встрече друг с другом (У. Куме, 1955). Наряду с этим агрессия оказывает влияние и на противоположный процесс — миграцию особей из одних сообществ в другие; она препятствует проникновению в сообщества чужих особей и ограничивает число производителей путем изгнания лишних самцов. При этом создается резерв мигрирующих особей, за счет которых в случае необходимости пополняется недостаток производителей в других популяциях и обеспечивается обмен генами между разными сообществами. Еще одной функцией внутривидовой агрессии является обеспечение дисперсии особей одной популяции в пространстве. Как показал Лоренц (1962), у рыб коралловых рифов агрессия и яркая «плакатная» окраска туловища отпугивают отдельных особей популяции друг от друга. Этим достигается их широкое распространение и использование максимального количества свободных экологических ниш.

Наконец, в функцию внутривидовой агрессии входит поддержание структуры индивидуализированных сообществ. Первые сведения об иерархической организации индивидуализированных сообществ были получены Т. Шьельдеруппом-Эббе (1922). Он показал, что в каждой группе кур между ее членами существуют определенные отношения, поддерживающиеся постоянными драками. Впоследствии появилось огромное количество работ, описывавших «ранговые» отношения в сообществах различных домашних и диких животных. Оказалось, что их характер и степень выражения значительно различаются у животных разных видов, пород и линий; но можно считать общим правилом, что иерархические отношения между животными устанавливаются в результате столкновений — драк или угрожающих демонстраций, причем последние не менее эффективны, чем первые. Изучение индивидуализированных сообществ с их ранговыми отношениями позволило сделать общий вывод: возникновение индивидуализированных союзов возможно только у животных, обладающих достаточно высокоразвитой агрессивностью.

Лоренц (1965) считает, что индивидуализированные союзы возникли в процессе эволюции тех агрессивных животных, у которых объединение

двух или большего числа особей имело биологическое значение для сохранения вида. Важнейший путь, с помощью которого внутривидовая агрессия приводит к формированию индивидуализированных союзов, — ритуализация проявлений агрессии, т. е. замена прямых нападений угрозами.

Отводя агрессии ведущую роль в организации стабильных сообществ животных, Лоренц указывает и на значение других факторов — возраста, индивидуального опыта и т. д. Он иллюстрирует это на примере сообщества павианов, в котором основное ядро «правлящих» сообществом особей состоит из наиболее умудренных жизненным опытом самцов.

Ряд данных об общественной жизни приматов и других млекопитающих позволяет подойти к анализу их общественных отношений с новых позиций.

Ученик К. Лоренца П. Лейхаузен (1956) детально исследовал структуру сообщества свободно живущих кошек. Его данные также свидетельствуют о том, что отношения между членами сообщества далеко выходят за рамки простой ранговой иерархии. Дж. Крук (1970) пришел к выводу, что в общественных отношениях приматов важную роль наряду с конкурентными отношениями играют также взаимопомощь и сотрудничество. Именно эти формы общественных отношений резко выделяют сообщества обезьян среди сообществ животных других видов, тогда как по характеру иерархических отношений, основанных на внутривидовой агрессии, они ничем от них не отличаются. Развивая представление Ч. Дарвина о значении взаимопомощи для биологической адаптации вида, Крук выделяет в ней две формы. Под «содействием» он понимает поведение группы животных, направленное на выполнение определенного преднамеренного действия, имеющего общую выгоду. Другой формой общественного взаимодействия он считает «сотрудничество» — распределение между членами сообщества отдельных фрагментов выполняемых действий. Обе эти формы общественных отношений известны у птиц и у некоторых видов млекопитающих, причем у приматов они развиты особенно хорошо. Исследования Дж. Крука, Э. Холла и Дж. Деворе (1965), Л. Вильсона (1971) и других показывают, что взаимопомощь — существенный фактор, обеспечивающий выживание и достижение определенных иерархических отношений у марьяшковых обезьян.

### Практическое значение этологии

Этология, а в более широком понимании этого термина наука о поведении животных, имеет широкий выход в практику. Она находит свое конкретное применение прежде всего в звероводстве и животноводстве.

Одним из многочисленных примеров этого рода могут служить исследования, проводимые под руководством Д. К. Беляева в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР на черно-серебристых лисицах и других пушных зверях, в которых была показана высокая эффективность селекции на приручаемость. Выяснилось, что селекция на уменьшение агрессивности и пугливости приводит к изменению сроков размножения. В линии наиболее ручных лисиц обнаружены признаки повышения половой активности осенью вне периода размножения. Установлено также, что у лисиц спокойного поведения половая активность наступает раньше, и их плодовитость выше, чем у трусливых и особенно у агрессивных зверей.

Работы Д. К. Беляева и его сотрудников открыли новые пути в управлении размножением черно-серебристых лисиц посредством селекции по признакам поведения. Они проливают свет на роль поведения в одомашнении диких животных. Практически важные результаты получены Л. М. Баскиным (1970) при изучении стадных отношений у северных оленей.

Вместе с тем, исследуя причины широкого распространения в хозяйных популяциях серебристо-черных лисиц агрессивных животных, Д. К. Беляев и Л. Н. Трут (1964) показали, что хозяйственно ценные признаки — серебристая окраска меха и высокая плодовитость — коррелируют с повышенной агрессивностью, так что отбор по этим признакам автоматически приводил к сохранению животных с агрессивным поведением. Установление этого факта ставит вопрос о поиске новых путей в селекции серебристо-черных лисиц.

Другая область, настоятельно требующая учета поведения животных, — животноводство. Необходимость изучения общественных взаимоотношений между особями особенно возросла в связи с внедрением в животноводство метода группового содержания скота. Выяснилось, что продуктивность сельскохозяйственных животных находится в тесной зависимости от ранга животного и особенностей общественной структуры каждой группы. Регуляция числа особей в группе, их полового и возрастного состава, осуществляемая на основе знания видовых особенностей поведения, служит поэтому важным методом обеспечения оптимальных условий выращивания и хозяйственного использования животных.

## Глава 5. ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

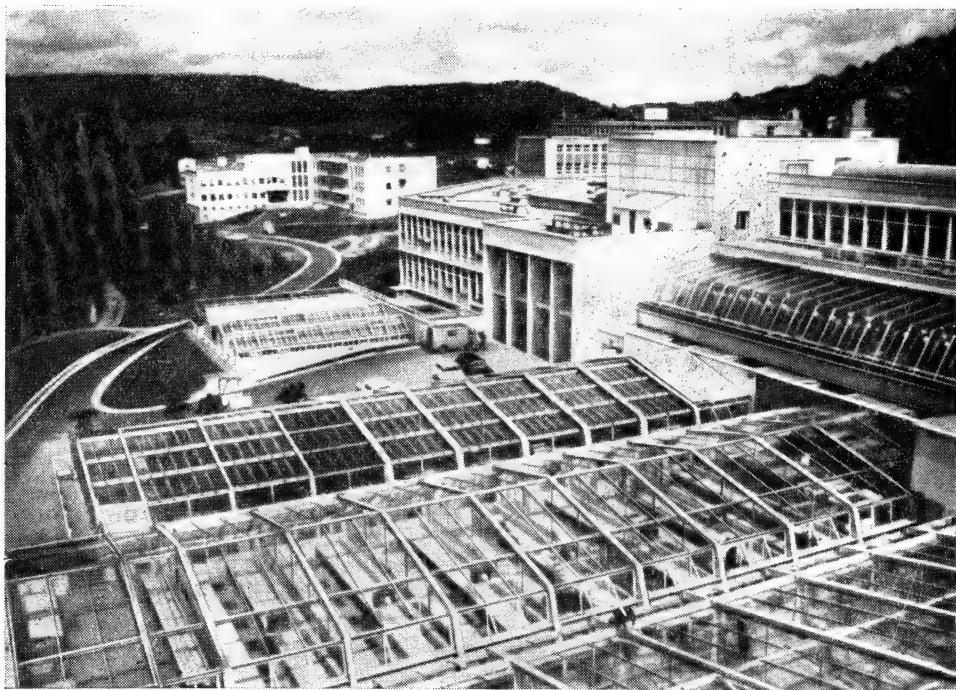
Из всего периода полуторавекового существования науки физиологии растений XX в. — время ее наиболее бурного и многостороннего развития. Если в центре внимания физиологов прошлого столетия находились в основном вопросы воздушного и минерального питания, водного режима и дыхания растений, то такие проблемы, как физиология растительной клетки, ферментативная деятельность, рост, раздражимость, развитие, устойчивость к неблагоприятным условиям внешней среды, еще только зарождались. Теперь они выросли в большие области знаний, а их успешная разработка способствовала развитию не только физиологии растений, но и смежных с нею более молодых наук и дисциплин — биохимии растений, агрохимии, экспериментальной морфологии и экологии растений, физиологической анатомии, физиологии микроорганизмов.

Для развития мировой физиологии растений первых десятилетий XX в. характерно усиление биохимического подхода к решению многих проблем, особенно дыхания и фотосинтеза. В нашей стране начиная с 30-х годов характер физиологических исследований несколько изменился: изучение внутренней организации физиологических процессов в значительной мере уступило место вопросам экологии и растениеводства, сближающим фитофизиологию с насущными запросами земледелия. В странах Западной Европы развитие физиологии растений шло преимущественно в биохимическом направлении. Однако в конце 50-х годов советские физиологи растений возродили традиции А. Н. Баха, В. И. Палладина и С. П. Костычева, обратившись к углубленному изучению биохимических механизмов физиологических процессов.

За последние два десятилетия фитофизиология заняла ведущее место в ботанике. Об этом свидетельствует хотя бы увеличение удельного веса сообщений по физиологической проблематике на VIII—XI Международных ботанических конгрессах в Париже (1954), Монреале (1959), Эдинбурге (1964) и в Торонто (1969). Физиологический подход глубоко проник в такие ботанические дисциплины, как анатомия, цитология, фитоценология, фитопатология, микология, альгология и ряд областей прикладной ботаники. Даже морфология и систематика растений, всегда служившие классическим примером описательных наук, теперь по характеру и уровню экспериментов почти не отличаются от физиологии растений.

Изменился и характер самих физиологических работ. Совершенствование приемов исследований позволило фитофизиологам, не ограничиваясь описанием внешних проявлений ряда биохимических процессов, их исходных и конечных продуктов, вскрыть механизм различных форм обмена веществ, лежащих в основе питания, роста, размножения и реагирования на условия существования.

В современных фитофизиологических экспериментах широко используются методы радиоактивных и стабильных изотопов, различных видов



**Фитотрон в Жиф-сюр-Иветт (Франция)**

хроматографии и электрофореза, приемов очистки и разделения на ионообменных смолах, ультрафиолетовой и инфракрасной спектроскопии, масс-спектрометрии, ультрацентрифугирования, электронной микроскопии, микрокалориметрирования и т. д. Успешному изучению физиологических процессов способствовало также создание специальных помещений искусственного климата — фитотронов, исключающих возможность случайного воздействия нежелательных метеорологических факторов и позволяющих быстро и точно изучать реакции растений в легко воспроизводимых и контролируемых условиях. Первый фитотрон был построен в 1949 г. при Калифорнийском технологическом институте в г. Пасадена. За последующие полтора десятилетия вступило в строй еще несколько сооружений такого типа, в том числе в 1957 г. в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР в Москве, а в 1963 г. во Французском национальном исследовательском центре в Жиф-сюр-Иветт.

Прогресс физиологии растений связан и с успехами смежных наук — биохимии, биофизики, цитологии и др. Так, данные, полученные биохимиками в 40—50-х годах о ферментных системах таких сложных процессов, как дыхание, брожение, фотосинтез и азотистый обмен, а также о принципах передачи энергии при различных формах обмена веществ, открыли перед физиологами растений большие возможности в исследованиях этих процессов. В настоящее время биохимия столь тесно сблизилась с физиологией растений, что разграничить эти области знаний иногда не представляется возможным.

Продолжая расширять и углублять традиционные связи с физикой и химией, биохимией и физической химией, анатомией и цитологией, эко-

логией и микробиологией, агрохимией и почвоведением, физиология растений в последнее десятилетие вступила в тесный контакт с математикой, биофизикой, геохимией, генетикой и исследованиями на молекулярном уровне, что уже привело к решению некоторых вопросов, связанных с изучением роста, дифференциации, развития растений и действием на них веществ регуляторного характера.

Однако, несмотря на проникновение в тончайшие структуры и механизмы физиологических процессов, протекающих в органах, клетках и оргanelлах, в поле зрения исследователей остается весь растительный организм в целом.

Наряду с углубленной теоретической разработкой ряда проблем на молекулярном уровне в центре внимания физиологов по-прежнему стоят задачи решения таких практически важных вопросов, как обеспечение условий наиболее полного использования растениями солнечной энергии, углекислого газа, воды и элементов питания в целях повышения урожая и качества сельскохозяйственной продукции. В практику растениеводства все шире внедряются новые виды удобрения, ряд соединений для улучшения обмена веществ, комплексоны для борьбы с хлорозом, гербициды, регуляторы и активаторы роста. Установление зависимости образования и накопления веществ в растениях от определенных факторов среды позволяет вполне сознательно регулировать накопление углеводов и жиров, белков и клейковины, танинов или терпенов, алкалоидов или глюкозидов и получать высокий выход этих веществ с единицы площади.

Успешная разработка многих практически важных вопросов, а также создание форм, устойчивых к низким температурам, засухе, засоленности почв и прочим неблагоприятным факторам были бы невозможны без знания филогенетической истории растений и закономерностей преобразования их наследственных свойств.

### **Сравнительная и эволюционная фитофизиология**

Одной из характерных черт развития современной физиологии растений является широкое проникновение эволюционного подхода в решение все большего числа физиологических и биохимических проблем. Это нашло выражение в изучении процессов жизнедеятельности растения как единого организма, сохраняющего свою целостность на всем протяжении онтогенеза, в трактовке последнего как одного из звеньев филогенетической истории. Фитофизиологи стали разрабатывать вопросы происхождения и эволюции фотосинтеза, дыхания, различных ферментных систем и пр. Расширению подобных работ способствовало зарождение нового направления биохимических исследований — эволюционной биохимии.

Одним из действенных путей развития эволюционных принципов в физиологии растений по-прежнему остается экспериментальное изучение изменчивости растений, где плодотворные результаты дает использование сравнительного метода. Фитофизиологические исследования, проведенные на клеточном и субклеточном уровнях, позволили обнаружить у растений ряд важных приспособительных свойств, отвечающих специфическим особенностям их строения и условиям существования. Одновременно получены убедительные факты, свидетельствующие о тесном единстве растений со всем органическим миром (приложимость к растениям закона полярности, раздражимость, наличие гетеротрофности в питании зеленых растений, общность энергетических превращений в митохондриях растений и животных и т. д.). Все это позволяет сделать





**МИХАИЛ СЕМЕНОВИЧ  
ЦВЕТ**  
(1872—1919)

вывод, что современная физиология растений в целом вступила в новый период своего развития, характеризующийся переходом на уровень сравнительной и эволюционной физиологии.

### **Изучение фотосинтеза и хлорофилла**

Центральной проблемой физиологии растений, как и в XIX в., оставался фотосинтез. Интенсивное развитие этой области знаний привело уже в первые десятилетия XX в. к возникновению таких автономных направлений, как химия пигментов, структура и биохимия пластид и продуктов фотосинтеза, экология фотосинтеза, фотосинтез различных групп растений и микроорганизмов, светокультура растений.

Начало века ознаменовалось рядом замечательных исследований в этой области. Для изучения химии хлорофилла большое значение имело открытие М. С. Цветом (1901) трех форм этого пигмента, названных им соответственно хлорофиллинами  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ . В 1903 г. Цвет создал метод адсорбционного хроматографического анализа, который и позволил ему получить в чистом виде эти формы хлорофилла, четыре формы ксантофилла и другие пигменты. С 30-х годов хроматографический анализ стал находить все более широкое применение.

Пользуясь спектроскопическим методом, немецкий биохимик Р. Вильштеттер подтвердил существование двух форм зеленого пигмента, которые назвал хлорофиллом *a* и *b* (аналогичны хлорофиллинам  $\alpha$  и  $\beta$  Цвета). Он впервые установил точный химический состав этих форм хлорофилла, каротина и ксантофилла, а также изучил состав более 40 производных хлорофилла. Вильштеттер обнаружил, что в состав зеленого пигмента входит не железо, а магний. Эти открытия (Нобелевская пре-



**РИХАРД  
ВИЛЬШТЕТТЕР**  
(1872—1942)

мия, 1915) означали первый шаг к осуществлению синтеза хлорофилла. Открытия были подытожены (совместно с А. Штолем) в монографии «Исследования хлорофилла» (1913), выход которой был крупным научным событием.

Для изучения состояния хлорофилла в растениях большое значение имела гипотеза о существовании в хлоропластах хлорофилл — белкового комплекса, высказанная первоначально Цветом и затем развитая В. Н. Любименко (1921, 1923). Любименко назвал этот комплекс «естественным» хлорофиллом, в отличие от хлорофилла в молекулярном растворе различных вытяжек. К 50-м годам было точно установлено, что не только хлорофилл, но и другие пигменты растений и бактерий находятся в естественном состоянии в составе сложных пигменто—белково—липидных комплексов.

В 30—40-е годы Г. Фишер с сотрудниками исследовали химическую природу зеленых пигментов пурпурных серобактерий — бактериохлорофилла и зеленых бактерий — бактериовиридина, а Г. Стрейн и В. М. Мэнниг (1942, 1943) обнаружили новые формы зеленого пигмента — хлорофилл *c* у жгутиковых, диатомовых и бурых водорослей и хлорофилл *b* у красных водорослей. Изучение оптических свойств хлорофиллов *a* и *b* и их роли в фотосинтезе, начатое в 40-е годы Р. Эмерсоном, позволило ему и другим исследователям получить в 50-х годах ряд фактов, свидетельствующих о существовании двух форм хлорофилла *a*, каждая из которых в свою очередь является составной частью двух пигментных систем. С 50-х годов развернулись исследования роли каротиноидов в фотосинтетических процессах.

Выявление основных этапов биосинтеза хлорофилла связано с исследованиями Т. Н. Годнева, С. Граника, Л. Богорада, Д. Смита, Д. Шемина и других, начатыми еще до 50-х годов. Общими усилиями удалось уста-

новить, что образованию как хлорофилла, так и гема, входящего в состав гемоглобина, предшествует синтез протопорфирина, после чего пути их биосинтеза расходятся: включение в молекулу протопорфирина атома железа дает гем, а включение магния приводит через ряд превращений к образованию хлорофилла.

Еще в 30-х годах Г. Фишер предпринял попытку синтезировать хлорофилл вне растения, но большего успеха добились в 1960 г. его ученики М. Штрель, А. Колоянов и Г. Коллер, получившие искусственно феофорбид — основу молекулы хлорофилла без магния и фитола. Одновременно такой же синтез осуществил американский химик Р. Вудворд (1960; Нобелевская премия, 1962), который получил хлорофилл.

### Кинетика и химизм фотосинтеза

С начала XX в. существенно изменился характер исследований зависимости фотосинтеза от внешних условий. Влияние на фотосинтез количества и качества света, концентрации углекислого газа и кислорода воздуха, влажности, температуры и других факторов стало изучаться в комплексе, а не изолированно. Стали учитывать также внутренние факторы — концентрацию хлорофилла, накопление ассимилятов, возраст листьев и др. Мысль об одновременном учете основных сопряженных факторов получила развернутое экспериментальное и теоретическое обоснование в учении английского фитопфизиолога Ф. Блэкмана (1905) о лимитирующих факторах фотосинтеза, уточненном позднее Р. Хардером (1924) и Г. Лундегордом (1924, 1924, 1937).

Многочисленные исследования, посвященные анализу воздействия внешних и внутренних факторов на воздушное питание растений, породили новое направление — экологию фотосинтеза, основным содержанием которого стало изучение этого процесса в различных природных условиях. Это направление получило особенно широкую разработку в трудах советских физиологов.

В 1905 г. Ф. Блэкман и Г. Маттеи установили, что процесс фотосинтеза складывается из двух фаз: первая включает световые (фотохимические) реакции, не зависящие от температуры, вторая — темновые (химические) реакции, тесно связанные с температурным фактором. Обе фазы фотосинтеза тщательно исследовал немецкий биохимик О. Варбург (1919, 1920). Он показал, что темновые (он предложил называть их блэкмановскими) реакции фотосинтеза можно изменить действием различных температур. Применяв прерывистое освещение, Варбург определил продолжительность обеих фаз.

Многочисленные исследования были направлены на выяснение характера превращений веществ и энергии на обоих этапах фотосинтеза. Опираясь на открытие Х. Виландом (1913) процессов окисления за счет дегидрогенизации воды (см. главу 6), Т. Тунберг (1923) и Ф. Вейгерт (1923, 1924) высказали мысль, что первоначальный, фотохимический акт фотосинтеза заключается в разложении воды на водород и перекись водорода, а на последующем нефотохимическом этапе водород восстанавливает углекислый газ до углеводного соединения. Более обстоятельно гипотеза окисления воды в ходе фотохимического этапа фотосинтеза была развита К. Б. Ван-Нилем (1931—1935) и Г. Гаффроном (1939—1944), открывшим явление фоторедукции.

Новые перспективы фотохимических исследований фотосинтеза открылись после опытов английского биохимика Р. Хилла (1937, 1939),

в которых изолированные хлоропласты растертых листьев эффективно восстанавливали на свету хиноны и выделяли кислород. При этом в качестве водородного акцептора был использован не  $\text{CO}_2$ , а железокалиевый оксалат. Эта реакция, получившая название реакции Хилла, подтвердила выводы Ван-Ниля и Гаффрона о том, что процессы восстановления  $\text{CO}_2$  и выделения  $\text{O}_2$  независимы и их можно изучать каждый в отдельности. Кроме того, она опровергла мнение, будто изолированные выделенные из клетки хлоропласты не способны осуществлять фотосинтез. Позднее было установлено, что фотосинтезирующая способность зеленых пластид сохраняется в том случае, если их поместить в водную среду, содержащую всю совокупность ферментов зеленой клетки.

Метод меченых атомов позволил одновременно советским (А. П. Виноградов, Р. В. Тейс, 1941) и американским (С. Рубен с сотрудниками, 1941) исследователям окончательно доказать, что выделяемый при фотосинтезе растений кислород образуется не за счет  $\text{CO}_2$  или других окислителей, как это имело место в реакции Хилла, а за счет фотолиза воды.

Для изучения световой фазы фотосинтеза многое сделали в 40-х годах А. Н. Теренин, а также Г. Н. Льюис и М. Капа, исследования которых разъяснили вопрос о первичной фотореакции хлорофилла и трансформировании им световой энергии<sup>1</sup>.

Новые методы исследования позволили выявить в процессе фотосинтеза три основные стадии: 1) отщепление атомов водорода под действием света от молекулы воды с выделением молекул кислорода; 2) перенос атомов водорода в ходе двух фотохимических реакций и 3) использование тех же атомов водорода для превращения углекислоты в сахара (темновые реакции).

Из трех названных стадий фотосинтеза наименее изучена первая. Несмотря на то, что исследована вторая, на которой благодаря хлорофиллу, играющему роль фотокатализатора, происходит аккумуляция световой энергии. За этим основным фотохимическим процессом следует ряд вторичных, так называемых темновых реакций, в которых накопления энергии не происходит. Суть же совершающихся при этом окислительно-восстановительных реакций заключается в переносе атомов водорода или электрона, образующихся на первой стадии фотосинтеза, от одной молекулы к другой.

Представление о том, что вторая стадия фотосинтеза состоит из двух фотохимических реакций, связанных с возбуждением упомянутых выше двух пигментных систем, к настоящему времени получило серьезное экспериментальное обоснование и стало почти общепризнанным. Однако механизм этих реакций раскрыт пока еще неполностью. Известно, что энергия, накопленная второй системой, используется для образования аденозинтрифосфата (АТФ), а первая система за счет энергии света обеспечивает восстановительные синтезы водородом. В итоге взаимодействие двух фотохимических систем приводит к образованию АТФ, выделению кислорода и синтезу органических веществ из углекислого газа. Подробнее с механизмом происходящих при этом процессов, нашедших свое выражение в ряде схем, можно ознакомиться в ряде работ 60-х годов Д. Арнона, Е. Рабиновича, В. П. Скулачева и др.

Третья стадия фотосинтеза, или так называемый цикл углерода, изучена наиболее полно. Крупнейших успехов в этой области достигли

<sup>1</sup> См.: А. Н. Теренин. Фотохимия хлорофилла и фотосинтез. М., Изд-во АН СССР, 1951.

американский биохимик М. Кальвин с сотрудником А. Бенсоном и др. В начале 50-х годов было показано, что первым стойким продуктом фотосинтеза является фосfogлицериновая кислота, а акцептором углекислого газа — рибулезодифосфат. В итоге Кальвин (Нобелевская премия, 1961) разработал схему превращения углерода в процессе фотосинтеза, основное содержание которой сводится к следующему. Рибулезодифосфат, присоединяя молекулу  $\text{CO}_2$ , распадается на две молекулы фосfogлицериновой кислоты, а последняя подвергается восстановлению при участии АТФ и пиридиннуклеотидов. Дальнейшие сложные превращения приводят к образованию конечных продуктов (углеводов) и регенерации рибулезодифосфата. Эту стадию фотосинтеза называют также циклом Кальвина. В настоящее время изучены не только вещества, образующиеся на отдельных этапах данной стадии, но и ферментные системы, катализирующие различные реакции цикла.

Процесс образования АТФ при фотосинтезе в отличие от синтеза АТФ при дыхании (окислительное фосфорилирование) Л. Арнон (1954) назвал фотофосфорилированием. Было установлено, что использование АТФ в качестве «единой энергетической валюты» идет в основном по разным руслам. Образующийся при фотофосфорилировании АТФ используется в первую очередь в реакциях восстановления углекислого газа и только частично для вторичных синтезов. АТФ же, синтезируемый при дыхании, используется преимущественно для других процессов жизнедеятельности растений — поддержания физико-химического состояния клеточных структур, осмотических явлений, движения протоплазмы, синтеза различных сложных соединений и др. Примечательно, что источник для синтеза АТФ и при фотосинтезе, и при дыхании как в растительной, так и в животной клетке один и тот же (см. главу 6).

Д. Арнон с сотрудниками, открывшие в 1954 г. процесс фотосинтетического фосфорилирования на изолированных хлоропластах, многое сделали для выяснения условий, необходимых для обеспечения более высокой эффективности преобразования световой энергии в энергию химических связей АТФ, и выявления особенностей этого процесса.

### Управление фотосинтезом

В 50-х годах А. А. Ничипорович (1955, 1959) совместно с сотрудниками разработали представление о разнокачественности или разнообразии основных продуктов фотосинтеза и о возможности образования на свету как углеводов, так и белков с преобладанием синтеза тех или иных продуктов в зависимости от внешних (снабжение азотом, количество и качество света) и внутренних (возраст растений, наследственные свойства и т. д.) условий. Знание этих условий дает возможность управлять образованием этих продуктов при фотосинтезе.

Большую роль в разработке вопроса об управлении деятельностью фотосинтетического аппарата играют современные исследования явления адаптации фотосинтеза растений применительно к различным условиям и особенно количеству и качеству света. Они показали, что адаптивная перестройка фотосинтетического аппарата может совершаться относительно быстро и сопровождаться изменениями как в структуре и биохимических особенностях этого аппарата, так и в изменении активности и качественной направленности его работы. Довольно широко изучена адаптация фотосинтеза к таким факторам среды, как интенсивность, спектральный состав света, уровень снабжения элементами минерального питания, углекислым га-

зом и кислородом, а также сопряженность процесса фотосинтеза с другими физиологическими процессами.

Проблема фотосинтетической продуктивности наиболее активно стала разрабатываться с конца 40-х годов в Советском Союзе под руководством А. А. Ничипорювича, а также в Японии, Англии, США, Нидерландах и других странах. На основе этих исследований значительно расширилось и приобрело полную самостоятельность учение о сложных фотосинтезирующих системах (включая условия и факторы высокой продуктивности). Новая проблема включает в себя определения фотосинтетически активной радиации в различных географических зонах и степени полноценности этой радиации для фотосинтеза в зависимости от температуры, влажности, почвенного плодородия, физиологических и экологических особенностей растений. Предметом изучения стали также закономерности структурной и пространственной организации таких фотосинтетических систем, как естественные растительные сообщества и различные посевы. Исследуются их оптические свойства и создаваемые в них световые режимы, определяются несоответствия между теоретически возможными и реальными показателями фотосинтетической деятельности, выясняются причины этих несоответствий и пути их преодоления. Все это подчинено одной цели — найти условия для повышения фотосинтетической активности растений в посевах на единицу площади с 1—3 до 5—6% от падающей солнечной энергии, что привело бы к увеличению накопления органической массы и повышению урожайности.

Разработка теории фотосинтетической продуктивности растений основывается также на культивировании растений в закрытом грунте при искусственном свете. Широкое развитие светокультура получила в СССР, в США и Франции. Использование ксеноновых ламп позволило в два раза повысить урожай и вдвое ускорить сроки созревания в сравнении с лучшими условиями открытого грунта. Коэффициент использования света этих ламп растениями достигает 8%. Качественный состав света при выращивании в современных теплицах базируется на результатах исследования зависимости фотосинтеза от спектрального состава света.

Широкое развитие в 60-х годах получили работы по массовой культуре одноклеточной зеленой водоросли — хлореллы. В специальных, автоматически действующих аппаратах, куда помещали культуры хлореллы, исследователям разных стран удалось получить значительно более высокий коэффициент использования световой энергии, чем это пока достигнуто в полевых или тепличных условиях для высших растений, и различное содержание белков, жиров и углеводов в биомассе разных штаммов.

Одновременно развернулась успешная работа по использованию фотосинтеза растений в точно контролируемых и автоматически управляемых замкнутых системах. Так, В. Е. Семененко с сотрудниками в сконструированной ими установке по непрерывному выращиванию хлореллы получили фотосинтетической продукции в 25—30 г сухого вещества на 1 л суспензии в сутки при КПД лучистой энергии 6—8%. Подобные фотосинтезирующие системы, способные поглощать из воздуха большие объемы углекислого газа и выделять столь же много кислорода, в будущем, возможно, окажутся спутниками человека в длительных космических полетах (см. главу 28).

## Природа дыхания

К началу XX в. о дыхании сложилось представление как о процессе, противоположном фотосинтезу, однако о его внутреннем механизме почти ничего не знали. Существенный вклад в разрешение этой проблемы внесли русские ученые, начиная с А. Н. Баха и С. П. Костычева.

Благодаря усилиям исследователей разных стран (В. И. Палладин, О. Варбург, Д. Кейлин, Г. Виланд, А. Сцент-Дьёрдьи, Г. А. Кребс и др.) в 50-х годах сложились современные представления о биохимической природе процесса дыхания. Было доказано, что в основе дыхания как растительных, так и животных тканей лежат по существу одни и те же окислительные реакции и энергетические процессы (см. об этом в главе 6).

Согласно современным представлениям, дыхание — это сложная система сопряженных окислительно-восстановительных процессов, в ходе которых происходит химическое преобразование углеводов, белков и жиров и использование высвобождающейся при этом энергии.

В 1957 г. Г. Л. Корнберг и Г. А. Кребс открыли новый дыхательный цикл глиоксалево-кислоты. Он представляет модификацию цикла лимонной кислоты и лежит преимущественно в основе дыхания бактерий и грибов, осуществляясь за счет превращения жировых веществ в углеводы.

В 50-х годах было начато изучение у растений еще одного цикла окисления углеводов, апотомического, или гексозомонофосфатного, открытого в 30-х годах у дрожжей и в тканях животных. Сравнение апотомического дыхательного цикла с фотосинтетическим циклом восстановления  $\text{CO}_2$ , предложенным М. Кальвином (1957), показало, что первый представляет собой полное зеркальное повторение второго, т. е. протекает в обратную сторону. Открытие этого факта дает основание предполагать о существовании тесной связи этих двух процессов в организме растений<sup>1</sup>.

Большая серия исследований была посвящена изучению зависимости дыхания от особенностей растительных организмов, от других протекающих в них процессов жизнедеятельности и различных факторов внешней среды. В. Стайлз и В. Лич в 50-х годах установили, что растениям различных систематических групп свойственна определенная интенсивность дыхания, а А. Сцент-Дьёрдьи еще в 30-х годах обратил внимание на то, что различным растениям присущ даже определенный характер окислительной системы. Так, однодольные, а из двудольных крестоцветные и тыквенные, полностью или частично лишены полифенолоксидазной активности. Теперь считается вполне достоверным, что особенности дыхательной системы различных растений отражают их положение в филогенетической системе. Накапливаются также данные о различиях в дыхательной активности у различных органов растений, о зависимости дыхания от возраста. Имеются основания предполагать, что в ходе онтогенеза процесс дыхания может изменяться не только количественно, но и качественно.

Получены интересные данные о связи дыхания с фотосинтезом, минеральным и водным питанием, биосинтетической функцией клеток и ростом растения. В течение многих десятков лет было принято противопоставлять дыхание фотосинтезу: их рассматривали как два прямо противоположных по своему биологическому значению процесса — ассимиляцию и диссимиляцию. Теперь, когда между ними установлена тесная связь, фотосинтез и дыхание могут служить яркой иллюстрацией кардинального положения материалистической диалектики о единстве противоположностей. Однако характер связи между дыханием и фотосинтезом выяснен еще не полностью. Это относится в первую очередь к взаимосвязи ферментативных механизмов обоих процессов.

<sup>1</sup> См.: О. А. Семихатова. Смена дыхательных систем. Критический анализ методов исследования. Л., «Наука», 1969.



Изучению зависимости поглощения ионов корнями растений от аэробного дыхания тканей посвящена серия работ шведского исследователя Г. Люндегорда, сформулировавшего анионную теорию дыхания (1955), которая до сих пор дискутируется. Начаты исследования механизма использования энергии АТФ в процессах солевого питания, а также вопроса о природе первичных акцепторов поглощаемых клеткой ионов.

Современные представления о взаимосвязи дыхания и потребления растением воды подробно освещены в работе Д. П. Хаккетта (1959). Автор разделяет точку зрения об активности процесса поглощения воды растительными тканями, который через посредство ауксинов сопряжен с дыханием, поставляющим для него энергию. Согласно данным Г. Бурстрема (1953), поглощение воды связано с процессами дыхания не менее сложной зависимостью, нежели поглощение минеральных солей.

## Минеральное питание

Проблема минерального питания растений в XX в. почти целиком стала достоянием агрохимии, составив основу учения об удобрениях. Существенный вклад в это учение внесли отечественные физиологи растений и прежде всего Д. Н. Прянишников (Ленинская премия, 1926) и его школа. Ниже будут затронуты лишь специальные, физиологические вопросы минерального питания растений.

Успешное развитие проблемы стало возможным благодаря совершенствованию методов исследования и прежде всего техники и организации вегетационных опытов. Для постановки таких опытов еще в конце прошлого века стали сооружать не только отдельные вегетационные домики, но и целые павильоны.

В 1900 г. французский агроном П. Мазэ начал выращивать растения в стерильных условиях, удаляя микроорганизмы, способные изменять состав питательной среды. Методика таких «стерильных культур» в дальнейшем получила широкое распространение. Кроме того, для сохранения постоянства состава питательных растворов на всем протяжении культивирования стали практиковать так называемые «текущие растворы» (П. С. Коссович, 1902). Изучение ионной концентрации питательных растворов позволило создать и поддерживать постоянным их оптимальный состав, что имело, в частности, важное теоретическое и практическое значение для производственного выращивания растений в теплицах гидропонным способом. Вегетационные опыты проводились в водных и песчаных или гравийных культурах.

К началу XX в. было твердо установлено, что питательные растворы должны включать в себя семь необходимых элементов: азот, фосфор, серу, калий, кальций, магний и железо (углерод, водород и кислород растение получает в основном из воздуха и воды). Однако для создания научных основ учения о минеральном удобрении нужно было знать, в каких соединениях растения способны усваивать эти элементы. В отношении азотного питания растений эта задача была решена в работах Д. Н. Прянишникова, итог которых подведен в книге «Азот в жизни растений и в земледелии СССР» (1945).

С изучением азотного питания растений были тесно связаны исследования способности клубеньковых бактерий фиксировать азот воздуха (М. В. Бейеринк, 1901; Л. Гильтнер, К. Штермер, 1903; Ф. Ленис, Р. Ганзен, 1921; М. Экхард с сотрудниками, 1931; и др.). Они позволили установить существование на корнях бобовых растений около 20 рас клубеньковых бактерий. Было обнаружено, что эффект азотфиксации зависит от

подбора симбиотических пар: с одной стороны, бобового растения, а с другой — того или иного штамма бактерий. На этой основе еще до 30-х годов был выполнен большой объем работ по изучению применения культуры азотобактера для повышения урожая различных культурных растений. Обнаружение клубеньков на корнях ольхи и лоха позволило предположить, что симбиоз такого рода — явление, в той или иной мере присущее всему растительному миру.

С рассматриваемым периодом связана постановка и частичное решение вопроса о роли микроэлементов в жизни растений. До 20-х годов опыты в данном направлении носили случайный характер, но уже и в них было обнаружено стимулирующее действие на рост растений марганца, цинка, кобальта, никеля, бора, мышьяка и меди. Считавшиеся до того токсичными, эти элементы в малых дозах улучшали развитие растений, почему в дальнейшем они стали использоваться в качестве добавок к удобрениям. В 30—40-е годы была окончательно доказана необходимость для растений марганца, цинка, меди, бора и молибдена. Их выделили в группу основных микроэлементов. В особую группу были объединены галлий, кремний и алюминий, необходимость которых доказана пока лишь в отношении некоторых растений. К 50-м годам в составе растений было обнаружено около 40 микро- и ультрамикроэлементов. Но их необходимость для жизни растений была установлена не для всех микроэлементов.

С физиологической точки зрения все необходимые для растений элементы, получаемые из почвы, были условно разделены на две группы. В первую группу вошли металлоиды (азот, сера, фосфор, кремний, хлор, иод и др.), поступающие в растение в виде анионов солей, в другую — металлы (калий, кальций, магний, железо и др.), поступающие в виде катионов. С несомненностью установлена специфичность катионов металлов, т. е. невозможность замены одного другим, но полной ясности в представлениях об их функциях еще нет.

Предметом пристального внимания исследователей стала в XX в. проблема внекорневого питания растений, название которой предложили в 1903 г. русские энтомологи И. Я. Шевырев и С. А. Мокрежецкий. В целях лечения и борьбы с вредными насекомыми они вводили различные вещества под кору деревьев и считали возможным таким же способом вводить и питательные вещества. Позднее понятие о внекорневом питании было расширено. Под этим понятием в практику вошли не столько инъекции в ствол, сколько опрыскивание растворами минеральных веществ листьев и других наземных органов как древесных, так и травянистых растений. Первые опыты в этом направлении провел немецкий агрохимик Л. Хильтнер (1909, 1912). Он опрыскивал картофель растворами солей азота, калия, магния и даже гумуса. В 30-х годах исследования по внекорневому питанию растений развернулись также в лаборатории Д. Н. Прянишникова, а позднее и в полевых условиях. Большая литература, накопившаяся к настоящему времени по вопросу о внекорневом питании, свидетельствует о его высокой эффективности как средства подкормки. Оно особенно оправдало себя на культурах свеклы и хлопчатника.

### **Поступление веществ в растение**

Исследования процесса усвоения минеральных веществ корнями всегда стояли в тесной связи с изучением механизма поступления, передвижения и превращения этих веществ в ходе обмена. При этом прежде всего



**ДМИТРИЙ НИКОЛАЕВИЧ  
ПРЯНИШНИКОВ**  
(1865—1948)

учитывали характер среды, на которой произрастает растение. Разработка метода определения концентрации водородных ионов ( $\text{pH}$ ) в начале 20-х годов позволила установить зависимость корневого питания растений от  $\text{pH}$  почвенных растворов (С. Аррениус<sup>1</sup>, 1922; Д. Н. Прянишников, 1931).

В тесной связи с изучением поступления питательных веществ в корни и оттуда в другие части растений, а также выделения продуктов внутриклеточного метаболизма находились исследования клеточной проницаемости (см. об этом в главе 10).

Уже в начале XX в. существовало мнение (Е. Овертон, А. Натансон), что поглощение веществ живыми клетками должно быть тесно связано с другими процессами жизнедеятельности растений, но экспериментальное обоснование эта идея получила лишь спустя четверть века. Одним из первых исследователей, показавших существование взаимообусловленности в деятельности наземных органов и корня, наличие всесторонней и глубокой связи минерального питания с процессами обмена веществ, структурой плазмы, ростом, формообразованием и развитием растений был Д. А. Сабинин (1925). Он установил, что первым этапом поглощения минеральных солей является их адсорбция на поверхности корневой системы — положение, получившее затем всеобщее признание. В 1929 г. он выдвинул положение о том, что корневая система растений является органом не только поглощения, но и превращения веществ. В 40-х годах И. И. Колосов выявил значение обменной адсорбции для по-

<sup>1</sup> За разработку теории электролитической диссоциации С. Аррениус был удостоен в 1903 г. Нобелевской премии.

глощения корнями как катионов, так и анионов. Были получены также интересные данные о зависимости поглощения питательных веществ от интенсивности дыхания.

Чешский ботаник С. Прат (1923) показал, что между количеством испаренной растением воды и количеством солей, поглощенных корнями из почвенного раствора, прямой связи не существует. В 20-х годах было установлено также, что ионы могут передвигаться по растению независимо от транспирационного тока воды по всем направлениям и даже навстречу этому току. О. Ф. Туева (1926) показала, что ионы солей, передвигаясь в направлении, противоположном движению воды в корневой системе, могут выделяться из растения наружу. В 30—40-х годах Г. Иенни, Р. Оверстрит, А. В. Петербургский и другие ученые разработали теоретические представления о механизме так называемого контактного обмена ионов между корневыми волосками и коллоидными частицами твердой фазы почвы. Однако в последующие годы появились соображения, что абсолютизировать независимость поглощения минеральных солей от почвенной воды и транспирации не следует.

К началу 50-х годов господствующее положение получила ультрафильтрационная теория поступления веществ в клетку. Другую, сорбционную теорию активно поддерживал А. С. Трошин (1953, 1956). При участии и помощи Д. Н. Насонова он собрал и проанализировал большой материал, свидетельствовавший о несостоятельности ультрафильтрационной теории. В результате в 50-е годы разногласия в трактовке механизма поступления веществ в клетку не сгладились, а углубились. Однако, несмотря на бесспорность ряда положений сорбционной теории, заметного влияния на развитие представлений о поступлении питательных веществ в живую клетку она не оказала.

В последние десятилетия стало очевидным, что в основе как поверхностной, так и внутренней структуры цитоплазмы и ее органелл лежит мембранный принцип. Электронно-микроскопические исследования позволили установить трехслойность строения элементарной мембраны. В результате в новом свете возродилась мембранная теория поглощения.

Для современных исследований поглощения минеральных веществ корнями растений характерно вычленение двух качественно различных процессов этого явления — метаболического, или активного, и неметаболического, или пассивного. Для первого характерно включение в обмен веществ элементов уже в момент их поглощения. Движущей силой второго является диффузия и осмос. Об активности поглощения ряда ионов свидетельствуют многочисленные исследования, выполненные в 40—50-е годы. Вместе с тем некоторые авторы (А. Уоллес, 1966) приводят достаточно убедительные данные о неметаболическом поглощении некоторых катионов.

Объяснить механизм неметаболического способа поглощения веществ помимо диффузии, не играющей существенной роли в поглощении веществ живой плазмой, позволяет пиноцитоз — прерывистое захватывание капелек жидкости из окружающего раствора, открытое В. Льюисом (1931) у животных клеток, и Р. Бюва, Г. Паладом и У. Джонсоном у клеток растений. Вместе с тем становится очевидным, что неметаболическое поглощение веществ — это не пассивный, а активный физиологический процесс, обусловленный интенсивностью движения протоплазмы и степенью деформации ее поверхности. В 50-е годы идея о зависимости поглощения и передвижения веществ от метаболизма в целом получила развитие в работах А. Л. Курсанова. За последние 10—15 лет основное

внимание исследователей было обращено на изучение метаболического пути поглощения минеральных веществ и связь этого процесса с дыханием растений.

Для объяснения механизма активного поглощения минеральных элементов, непосредственно связанного с обменом веществ поглощающих клеток, в последнее время предложен ряд гипотез. Наибольшим признанием пользуется так называемая теория переносчиков, впервые сформулированная В. Остергаутом и У. Стенли (1932). В настоящее время многие ученые широко используют эту гипотезу для объяснения механизма поглощения и транспортировки не только катионов, но и анионов, и органических веществ.

Большой экспериментальный материал накоплен по вопросу о зависимости поглощения питательных веществ корневой системой растений от внешних условий. Глубокий интерес к выяснению зависимости поглощения питательных веществ от их природы, соотношения отдельных компонентов, влажности, аэрации, температуры и кислотности почвы обусловлен главным образом потребностями практики. Такие исследования необходимы для разработки и рационализации агротехнических приемов и создания эффективной системы удобрений.

В последние годы много внимания уделяется изучению роли микроэлементов в жизни растений. Интерес к этому вопросу связан не только с его большой значимостью для сельскохозяйственной практики, но и важностью для теоретической биологии. Обнаружение одних и тех же микроэлементов (Mg, Zn, Cu, Fe, Co и др.) у растений и животных свидетельствует об их единстве. В немалой степени этому способствовало обнаружение микроэлементов в составе большого числа ферментов обоих царств органического мира.

В 50—60-е годы учение о металлоферментах стало одной из центральных проблем биохимии и физиологии. Многочисленные исследования касаются механизма усиления микроэлементами каталитического действия присоединения металлов с протеином. Интересные данные получены также о связи микроэлементов со стимуляторами роста и витаминами.

Совсем недавно было выяснено, что в превращении материи и энергии в растительном организме принимают непосредственное участие не отдельные элементы, а все минеральные вещества. Их роль с несомненностью установлена в процессах фотосинтеза, дыхания, водообмена, роста и развития. Эти вещества являются или структурными компонентами функциональных систем (фотосинтетического аппарата, дыхательной цепи, центров синтеза белка и других важных соединений) или составной частью ферментных систем, ответственных за осуществление физиологических процессов, или, наконец, их кофакторами. Таким образом, с 50-х годов все более укрепляется убеждение в том, что фотосинтез, дыхание, рост, развитие и минеральное питание — это нераздельные и взаимообусловленные процессы образования и превращения живого вещества растительного организма.

### **Передвижение веществ и их обмен**

Для объяснения причин передвижения питательных веществ по растению в XX в. был выдвинут ряд теорий, из которых упомянем следующие. Немецкий физиолог Е. Мюнх (1930) утверждал, что движение органических веществ в проводящей системе флоэмы определяется нали-

чем градиента тургорного давления, а американский исследователь О. Картис (1937) связывал это явление с круговым движением протоплазмы в клетках ситовидных трубок. Однако опыты не подтвердили этих теорий. Не выдержали экспериментальной проверки и представления о диффузной природе передвижения веществ. Недостаток всех подобных теорий заключался в том, что в их основу были положены чисто физические причины.

С иных позиций подошел к объяснению передвижения веществ Д. А. Сабинин (1949). Он видел причины существования в растении одностороннего тока воды и растворимых веществ в физиологической полярности клеток, обусловленной различиями в обмене веществ между разными участками протоплазмы.

В начале XX в. развернулись исследования цикличности превращений различных элементов в обмене веществ растений. Наибольшие успехи были достигнуты в раскрытии картины азотного и фосфорного обмена (Д. Н. Прянишников). Был исследован механизм фиксации аммиака и его участие в органических соединениях растений. Применение меченых атомов азота позволило Г. Хевеси и его сотрудникам (1940) показать, что между различными органами и тканями растения существует непрерывный обмен азотистых соединений, а последующие эксперименты обнаружили постоянное обновление тканевых белков.

Исследованиям фосфорного обмена в растениях положил начало Л. А. Иванов (1901, 1906). Ему удалось проследить пути превращения фосфора в прорастающих и созревающих семенах. Особое внимание он уделял нуклеопротеидам, образование которых, как он отмечал, всецело зависело от фосфорной кислоты. Им же были установлены факты, положенные затем в основу современных представлений о фосфорилировании сахаров в процессах дыхания и брожения. В результате дальнейших исследований выяснены некоторые детали фосфорного обмена в растениях, в частности, тот факт, что в отличие от азота и серы соединения фосфора всегда, при всех их изменениях в растениях остаются окисленными. Ряд исследований, особенно на созревающих семенах, показал, что ассимиляция серы растением выражается в восстановлении поглощенных сульфатов и синтезе аминокислот и белков. Характер превращений других элементов и их место в обмене веществ у растений пока еще полностью не раскрыты.

Для изучения обменных процессов и их регулирования в клетке существенное значение имела разработка в 40-х годах Ф. Уайтом, П. Нобекуром и Р. Готре метода культуры изолированных органов и тканей на жидкой или твердой питательной среде.

В настоящее время разработаны не только методы культуры изолированных тканей, но и метод культуры суспензий клеток в жидкой питательной среде. Применяя метод культуры изолированных клеток тканей моркови, Ф. Стьюард (1958), а затем Р. Г. Бутенко (1964) получили регенерацию целого растения.

### **Водный режим**

Прогресс физиологии растений в XX в. коснулся и такой важной в практическом отношении проблемы, как водный режим, включающей в себя вопросы поглощения воды, перемещения ее по растению и испарения в окружающую среду, а также выявление главных типов растений по их отношению к воде.

Изучение механизма поступления воды в растение велось на основе исследований осмотических свойств растительных клеток, в частности, клеток корневой системы. Опыты А. И. Броуна (1907, 1909), Г. Коллинса (1918), А. А. Гурвича (1929) и других выявили полупроницаемость клеточных оболочек, довольно легко пропускающих воду, но препятствующих проникновению растворенных в ней веществ. Оказалось, что данное свойство оболочек сохраняется даже после убивания протоплазмы. До 20-х годов была также установлена полупроницаемость покровов семян различных групп растений и доказано, что оболочки растительных клеток, как правило, не оказывают сопротивления диффузии воды.

Немецкие исследователи А. Уршпрунг и Г. Блюм (1920) развили представление о сосущей силе — способности клеток поглощать воду из окружающей среды благодаря разности концентраций растворов внутри и вне их. Ими же были разработаны первые методы ее определения. В 1936 г. Т. А. Беннет-Кларк с сотрудниками установили явление активной секреции воды из протоплазмы в вакуоли клеток под действием электроосмотических сил, но лишь в 1946 г. они смогли разработать способ определения величины электроосмотического компонента внутриклеточного давления.

Хотя ни у кого не вызывало сомнений то, что основными органами, доставляющими растению воду, являются корни, первые обстоятельные исследования корневой системы были проведены лишь в 10-х годах. Тогда были получены ценные данные о скорости роста, глубине проникновения и степени развития корневых систем, а также скорости продвижения по ним воды у различных растений. Определения Г. Дитмера (1937) убедительно показали, что общая поверхность корневой системы растения, как правило, в десятки раз превышает поверхность наземных органов. Изучение зависимости поглощения воды корнями от внешних условий, начатое еще в прошлом веке, в XX столетии развернулось очень широко, охватив действие температуры, аэрации, кислотности почв и других факторов.

Несмотря на двухвековую историю изучения передвижения воды по растению, вопрос о причинах этого явления не был решен, и в начале XX в., вплоть до 30-х годов, велся спор о том, принимают ли участие в передвижении воды живые клетки растений. В анализе причин, вызывающих поднятие воды от корней до вершины дерева, в частности Г. Г. Диксон, Е. Овертон и Г. Молиш (20-е годы), опирались на непрерывность водных нитей в сосудах и наличие сил сцепления, отрицая роль живых клеток. При этом движущие силы они усматривали в различии величин давления диффузии воды между почвой, растением и окружающей атмосферой.

Для изучения водного тока в ксилеме были использованы методы инъекции красок, замораживания тканей, измерения интенсивности транспирации и непосредственные микроскопические наблюдения. Они подтвердили правильность теории сцепления. К началу 50-х годов удалось окончательно установить, что вода перемещается по неживым элементам ксилемы в направлении снижения гидростатического градиента, обусловленного транспирацией. Водные нити в сосудах находятся в состоянии натяжения, которое поддерживается силами сцепления между молекулами воды и силами прилипания воды к клеточным оболочкам.

Использование красящих веществ, радиоактивных изотопов и других индикаторов позволило определить скорость передвижения воды в растении. Для этого немецкий исследователь Б. Губер (1932) разработал



специальный термоэлектрический метод, ранее использованный Г. Райном (1928) для определения скорости кровообращения. Согласно данным Губера, наименьшей скоростью отличаются хвойные, наибольшей — тропические лианы, травы и деревья. Измерения скорости тока в различных частях растений показали, что она меняется в зависимости от их обеспеченности водой, интенсивности транспирации и структурных особенностей растений.

Наибольшее количество работ по вопросам водного обмена относится к проблеме транспирации — процессу испарения воды растением. Процесс этот оказался очень интенсивным. По подсчетам Г. Шредера (1919), из всей солнечной энергии, затрачиваемой на процессы испарения на нашей планете, 2,5—5,0% падает на долю растений.

При изучении зависимости транспирации от внешних и внутренних факторов большинство исследователей концентрировало свое внимание на первых при различных экологических условиях (болото, поле, засушливые районы, освещенные и затененные участки тропического пояса и т. д.).

В 1900 г. английские ученые Г. Т. Броун и Ф. Эскомб, исследовав диффузию газов через перфорированные поверхности и через устья, установили, что скорость диффузии зависит не от общей площади отверстий устьиц, а от их диаметра. Важная роль движения замыкающих клеток устьиц в регулировании транспирации подтверждена опытами. Однако до сих пор не раскрыты все закономерности, определяющие реакцию устьичных движений на транспирацию, зависящую от комплекса внутренних факторов.

Первые исследования в данном направлении провел Р. К. Найт (1916—1922). Изучая интенсивность транспирации в связи с функцией устьиц, он определил ее зависимость от содержания воды в клетках мезофилла и прежде всего от осмотических свойств последних. Исследования 30—40-х годов расширили проблему и позволили установить, что из числа внутренних факторов наибольшее влияние на транспирацию оказывают строение клеточных оболочек мезофилла, сопротивление движению воды, осмотические свойства клеток, величина внутренней испаряющей поверхности, число и размещение устьиц. В 30-е годы много внимания стали уделять также изучению действия на транспирацию болезней растений и различных химических средств борьбы с ними.

Особенно широко развернулось изучение водного режима растений с 40-х годов благодаря созданию новых методов исследования (изотопных индикаторов, радиоспектроскопии и др.). Они позволили развить ряд новых представлений о его регулировании как в самом растении на субклеточном уровне, так и в системе почва — растение — атмосфера. Развитию исследований по этому вопросу способствовали работы П. Д. Крамера (1949) и А. Крафтса с сотрудниками (1949). В нашей стране они велись под руководством Н. А. Максимова (1952). Существенно расширилось изучение взаимосвязи водного режима растений с фотосинтезом, дыханием, с аномальными отклонениями в обмене веществ, ведущими к изменению количества и состава содержащихся в растении соединений, с прорастанием семян, ростом растений и другими процессами. При помощи изотопной воды Г. Хюбнер (1960), А. Л. Курсанов и Б. Б. Вартапетян (1961) показали, что вся находящаяся в растении вода способна одинаково легко и быстро обмениваться с водой окружающей среды.

Новые методы позволили глубже изучить внутриклеточный водообмен. Ряд исследователей 30—40-х годов отстаивали мнение об «активной

секреции» воды протоплазмой в вакуоль. А. Крафтс с сотрудниками (1951) объясняли этот процесс электроосмосом, возникающим в результате разности потенциалов по обе стороны протоплазматической мембраны, а А. М. Алексеев (1950) — тенденцией вещества к рассеиваемости. Позднее Алексеев (1960) развил представление о передвижении вод через мезоплазму как активированную диффузию, при которой молекулы воды должны преодолевать потенциальные энергетические барьеры. Работы 50—60-х годов преимущественно советских исследователей (К. С. Тринчер, 1966; А. М. Алексеев, 1969; и др.) показали, что водный режим растений должен изучаться не только на основе законов осмоса, но и с точки зрения коллоидной химии и биохимии.

Новые данные по этому вопросу заставили критически пересмотреть и представления о связывании внутриклеточной воды. Было установлено, что водный режим растений связан с коллоидальной структурой протоплазмы и ее высокомолекулярных компонентов, с количеством, строением и состоянием белковых веществ, с фосфорным и белковым обменом, обуславливающими энергетический уровень клетки и ее компонентов. Внесена ясность в вопрос о формах воды, среди которых различают «свободную», «осмотически связанную» и «коллоидно связанную» (Н. А. Гусев, 1966).

Классификацию почвенной влаги на основании ее подвижности дали С. И. Долгов (1948) и А. А. Роде (1952). Особое внимание они уделили изучению доступных растению форм воды, значению подвижности почвенной воды и роста корней для водного снабжения растений. Все вопросы имели большое практическое значение, способствуя решению такой важной сельскохозяйственной проблемы, как рациональное использование осадков и орошения.

### **Физиология субклеточных структур**

На X Международном ботаническом конгрессе в Эдинбурге (1964) особое внимание привлекла работа двух не существовавших на предыдущих конгрессах секций — физиологии растительной клетки и ее тонкой структуры и функции. Необходимость создания этих секций была вызвана значительными успехами и перспективностью исследований на клеточном и субклеточном уровнях, позволяющими проникать в тончайшие механизмы фотосинтеза, дыхания, поглощения веществ и других процессов. Эти успехи стали возможны благодаря существенному прогрессу методов исследования клетки и ее физиологии (см. главы 10 и 11). Следует особо отметить приемы К. Мюлеталера и его сотрудников (1964), которые во избежание артефактных изменений тонкой структуры клеток заменили химическую фиксацию материала его быстрым замораживанием. Этот прием позволил обнаружить ряд деталей в структуре цитоплазматической мембраны, ядерной оболочки, квантосомы в ламеллах хлоропластов, оксисомы в митохондриях и другие органеллы, ускользавшие от наблюдения при обычных методах фиксации.

Получение чистых фракций неповрежденных клеточных органелл позволило уже в начале 40-х годов приступить к более детальному изучению не только структуры, но и функции растительных митохондрий. Согласно многолетним исследованиям американского биохимика Д. Э. Грина (1963), именно с этими клеточными органеллами связаны три важнейших процесса: окисление в цикле трикарбоновых кислот, а вне его — аминокислот, жирных кислот и других соединений; перенос элек-

тронов и окислительное фосфорилирование (см. главу 6). Сравнение митохондрий растительных и животных клеток и характера протекающих в них процессов обнаружило почти полную аналогию их функций.

В 50-х годах в протоплазме растительных клеток были обнаружены рибосомы — рибонуклеопротеидные частицы, впервые наиболее подробно описанные П. Тсо с сотрудниками (1956—1958). Тогда же было установлено, что с деятельностью этих частиц как в животной, так и в растительной клетке связан синтез белка.

В настоящее время ведутся интенсивные исследования механизмов на отдельных этапах белкового синтеза и участия рибосом в этих процессах (см. главу 23).

Важные данные получены в 60-х годах о структуре и функции хлоропластов. Электронно-микроскопические наблюдения и исследования биохимического состава и ферментативной активности этих органелл позволили установить наличие у них ламеллярной (пластинчатой) структуры. Ламеллы состоят из тонких чередующихся друг с другом слоев белка и липоидов. Через определенные промежутки несколько ламелл соединяются между собой, образуя в местах соединения уплотненные плоские участки — граны. Каждый слой ламелл в свою очередь состоит из плотно прилегающих частиц, внешне напоминающих зернистую поверхность. Впервые эти частицы были обнаружены на электронных микрофотографиях Э. Штейнмана (1955). М. Кальвин (1962) назвал их квантосомами.

В хлоропластах уже к началу 50-х годов были найдены почти все ферменты, участвующие в метаболизме растений, что позволило Н. М. Сисакяну (1954) характеризовать эти пластииды как «депо энзимов». Наибольшее внимание было уделено изучению пиридиннуклеотидредуктазы, трансгидрогеназы и ферментам фосфорного обмена — АТФазы, фосфатаз и др.

Важнейшим событием было обнаружение в конце 50-х — начале 60-х годов в хлоропластах рибосом, что окончательно утвердило мнение о возможности синтеза белка в хлоропластах (П. Тсо, 1958; В. Литлтон, 1962; Г. Брауерман, 1963; и др.).

До начала 40-х годов считалось общепризнанным, что процессы дыхания, фотосинтеза и ряд других биохимических реакций неразрывно связаны с растительной клеткой как целостной структурной единицей. Опыты Р. Хилла (1939), а затем А. Е. Бойченко (1949), Д. И. Арнона (1954, 1962) и других опровергли это мнение и в отношении хлоропластов. Исследования фрагментов этих структур привели к выводу, что даже их мельчайшие частицы содержат все фотосинтетические пигменты в таком же соотношении, как и неповрежденные клетки; передача энергии в таких фрагментах идет так же, как и в целых клетках, хотя с меньшей интенсивностью.

Новые данные получены также о структуре и функции ядра, ядерных образований и оболочки. Американские биохимики А. Е. Мирский (1963) и В. Г. Олффри (1963) обнаружили существование в изолированных ядрах процессов фосфорилирования и синтеза АТФ, доказав тем самым, что митохондрии не являются единственными структурами, в которых возможны эти процессы. В 1965 г. Дж. Боннеру удалось выделить из клеток ростков гороха хромосомы и показать, что в присутствии рибосом, аминокислот и рибозодифосфатов они и в изолированном состоянии могут синтезировать белки типа глобулинов, свойственные только этой стадии развития гороха. Электронно-микроскопические исследования позволили установить, что ядерная оболочка состоит из двух слоев — внутреннего,

гомогенного, и наружного, пронизанного порами. Последние обеспечивают возможность беспрепятственного обмена веществ между ядром и цитоплазмой (Г. Г. Галлан, 1952).

В изучении тончайших структур и функций клеточных органелл заметную роль начинают играть работы, в которых структура и функция рассматриваются в развитии. Современные цитологические исследования ведут к расшифровке физиологических процессов, протекающих во вновь открываемых субклеточных элементах. Именно эта область исследований служит наиболее ярким примером того, как все более стираются границы между биохимией, цитологией и физиологией растений и как постепенно обрисовываются контуры синтеза этих наук на более высоком уровне.

### **Рост и ростовые процессы**

В XX в. исследования роста и ростовых процессов приобретали все более ясно выраженную биохимическую направленность: прорастающие семена изучались с точки зрения активности различных ферментов, особенно дыхательных; ростовые процессы клетки рассматривались в тесной связи с метаболизмом не только самой клетки, но и всего растения в целом и т. д.

Большая часть исследований относилась к изучению различных проявлений ростовых движений — тропизмов (фото-, гео-, гидро-, травма-, и гаптотропизмов) и настий. Кроме этих типов движений В. Н. Половцева (1909) обнаружила существование у растений аэретропизма — движения побегов и корней в направлении поступления кислорода, а Ф. М. Порождо (1915) — хемотропизма — изменения направления роста при одностороннем действии химических раздражителей. Особое внимание привлекло изучение причин этих явлений.

Для объяснения геотропизма Г. Габерландт (1900—1908) и Б. Немец (1901) развили так называемую статолитную теорию, согласно которой у высших растений имеются особые органы восприятия силы тяжести, подобные отолитам животных. Аналогичных представлений Габерландт (1905) придерживался и в отношении фототропизма. Недостаточное знание биохимии ростовых процессов породило ряд механистических толкований роста, окончательный удар которым был нанесен утверждением гормональной теории тропизма, направившей изучение вопроса в новое русло — глубокого физиологического анализа этих явлений.

Предположения о существовании особых ростовых веществ в растении, высказывавшиеся в прошлом столетии, в начале XX в. получили экспериментальное подтверждение. Датский исследователь П. Бойсен-Иенсен (1910—1911) доказал наличие в растении гормона роста. Опыты А. Пааля (1914, 1918), показавшие, что передача раздражения не связана с электрическими явлениями, а также П. Штарка (1921, 1922), обратившего внимание на необходимость химического исследования этого явления, не оставляли сомнений, что явление тропизмов обусловлено действием какого-то вещества. К началу XX в. относятся первые исследования Н. Г. Холодным геотропизма (1906) и хемотропизма (1908) корней, на основе которых он развил ионную теорию геотропизма. В 1926 г. Холодный разработал стройное представление о механизме геотропизма и фототропизма. Одновременно и независимо от него Ф. В. Вент (1926, 1928) выдвинул теорию, согласно которой причиной фототропической реакции растений является отклонение тока гормона роста к затененной стороне органа.

Дальнейшему совершенствованию теории Холодного—Вента способствовали выделение и химическое изучение ростовых веществ. Вплотную к получению ростового гормона подошли Г. Е. Дольк (1929) и Ф. А. Вент (1934). Им удалось добиться диффузии этого вещества из растительного сока в агар-агар и предпринять первые попытки его качественного и количественного изучения. Исследованиями физиологов заинтересовались химики. Немецкому биохимику Ф. Кёглю с сотрудниками (1931—1935) удалось выделить фитогормон в химически чистом виде как из растений, так и из животных, в организм которых они попадают с растительной пищей. Кёгль называл эти вещества ауксинами. В 1934 г. Ф. Кёгль, А. Гааген-Смит и Х. Эркслебен сообщили, что получили из различных плесневых грибов, мочи животных, а позднее и из высших растений еще одно ростовое вещество —  $\beta$ -индолилуксусную кислоту, физиологическая активность которой почти вдвое ниже активности ауксинов. Они назвали его гетероауксином. Холодный (1931—1937) и Вент (1932) первыми стали исследовать механизм перемещения ауксинов в растениях.

С изучением ауксинов, стимулирующих рост клетки в фазе растяжения, было тесно связано исследование дополнительных факторов роста — стимуляторов деления клетки. В 1901 г. Е. Вильде открыл в солоде вещество, ускоряющее размножение дрожжевых клеток, и назвал его биосом. Химическая природа биоса была выяснена лишь три десятилетия спустя. Ф. Кёгль (1932—1936) и В. В. Вильямс (1933—1935) установили, что биос представляет собой комплекс нескольких соединений, являющихся компонентами витаминов группы В. Было обнаружено, что вещества этого комплекса синтезируются в листьях, а оттуда поступают в различные ткани растений, в частности в точки роста.

В 1908 г. А. Н. Набоких высказал предположение о выделении «возбудителей» роста пораненными тканями растений, а в 1913 г. Г. Габерландт открыл некрогормоны (раневые гормоны) — вещества, образующиеся при распаде поврежденных тканей и способные вызывать деление покоящихся клеток высших растений в месте поранения. В 1926 г. японский биохимик Е. Куросава экстрагировал из почвенного гриба гиббереллы, паразитирующего на рисе, сок, содержащий вещество высокой физиологической активности, которое назвали гиббереллином. Благодаря работам японских, американских и английских исследователей в 40—50-х годах удалось обнаружить гиббереллины также в клетках высших растений, выделить их и изучить стимулирующее действие на рост, накопление сухой массы и ускорение развития многих растений. В настоящее время известно более 30 различных веществ такого типа, относящихся к алициклическим карбоновым кислотам. К. О. Миллер (1955) извлек из спермы сельди кинин — вещество, сильно ускоряющее деление клеток табака и разрастание опухолей. Выяснив, что кинин является производным аденина (постоянной составной части нуклеиновых кислот), он установил связь между делением клеток и их нуклеиновым обменом.

Открытие ауксинов и других стимуляторов роста дало возможность управлять этими процессами. Если прежде выведение почек растений из состояния глубокого покоя производилось охлаждением, действием паров эфира, теплыми ваннами, то начиная с 30-х годов для ускорения прорастания спящих почек, глазков у картофеля, стимуляции укоренения черенков стали использовать природные и синтетические ауксины. Опыскивая водным раствором ауксина неопыленные завязи томатов, ви-

нограда и инжира, Ф. Густафсон (1936) и другие получили из них бессемянные (партенокарпические), но совершенно зрелые плоды.

Б. П. Токин в 1928 г. в докладе, а в 1930 г.— в печати сообщил об открытии им у высших растений защитных веществ, способных подавлять рост бактерий, грибов и простейших. Эти вещества были названы фитонцидами. В книге «Бактерициды растительного происхождения (фитонциды)» (1942 и в последующих изданиях) Токин изложил результаты изучения их свойств, химической природы, мощности и диапазона действия, влияния на состав биоценозов, а также указал на перспективы их использования в медицине, сельском хозяйстве и пищевой промышленности. Открытие фитонцидов положило начало широким поискам антибиотиков, выделяемых высшими растениями.

В течение последних десятилетий изучение ростовых процессов шло по пути раскрытия внутренних условий роста и установления связи ростовых процессов с физиологически активными веществами — гормонами роста, особенно гетероауксином и кининами. Было также установлено, что некоторые вещества, не встречающиеся в растениях, могут оказывать сильное влияние на ростовые и формообразовательные процессы. Такие вещества получили название стимуляторов роста. К ним относятся 2,4-дихлорфеноксиуксусная,  $\alpha$ -нафтилмасляная и другие кислоты. Взятые в небольших концентрациях, они так же, как естественный гормон роста гетероауксин, способствуют корнеобразованию, почему получили широкое применение в практике размножения растений черенками.

В 50—60-е годы предметом интенсивного исследования стали природные (абсцизовая кислота, кумарин, флоридзин) и синтетические (гидразид малеиновой кислоты, триодбензойная кислота, хлорхолинхлорид, морфактинхлорфлуоренол) ингибиторы роста растений. Природные ингибиторы роста играют существенную роль в состоянии покоя, а также при воздействии неблагоприятных факторов среды, например засухи. Ингибиторы находят применение в сельскохозяйственной практике. Их используют, например, для задержки прорастания клубней картофеля.

Было установлено, что физиологически активные вещества оказывают прямой положительный эффект только в малых дозах. Взятые в более высоких концентрациях, они вызывают отравление растений и применяются в качестве гербицидов для уничтожения сорняков в посевах. Таковы гербициды избирательного действия, например 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота. Как показали работы И. И. Гунара (1952), гербициды приводят к нарушению азотного и углеводного обмена веществ, а также фотосинтеза, дыхания и других процессов. Впрочем, и вредное действие веществ может иногда оказаться хозяйственно полезным. Так, для механизированной уборки хлопчатника большое значение имеют и дефолиация (удаление листьев), и десикация (высыхание листьев).

В 60-х годах П. А. Генкель показал, что интенсивный рост стебля и корня связан с усиленным обменом веществ и ростом у них той стороны, где скапливается ауксин. По данным Л. Браунера (1959), под действием земного тяготения возникает «геоэлектрический эффект», т. е. изменения в биоэлектрических явлениях. Аналогичная поляризация органа, подвергнувшегося раздражению, наблюдалась Браунером также и при одностороннем освещении, причем возбужденная сторона становится электроотрицательной.

Помимо ростовых движений у растений стали различать движения сократительные, например складывание листочков у стыдливой мимозы (*Mimosa pudica*) и у кислицы (*Oxalis acetosella*). В. Н. Жолкевич и



А. Г. Четвериков (1967) показали, что эти движения связаны с изменениями свободных радикалов, т. е. с превращениями энергии в растении. Б. Ф. Поглазов (1965) обнаружил, что у тропического растения *Desmodium gyrans* наблюдается высокая АТФазная активность, тогда как у растений, не способных к движению, она незначительна. Работы Поглазова сделали весьма вероятным предположение, что многие движения «сна» являются не ростовыми, а сократительными.

Давно отмечено, что ростовые процессы и движения растений совершаются ритмически, следуя обычным периодическим явлениям — смене дня и ночи и времен года («физиологические часы»). Однако в ряде случаев связи между ритмом того или иного физиологического процесса и окружающими условиями обнаружить не удастся. Тогда говорят об эндогенных ритмах растения.

### Устойчивость растений к неблагоприятным условиям

В 20—30-х годах XX в. преимущественно благодаря работам советских физиологов возникло новое направление исследований — устойчивость растений к неблагоприятным условиям.

Наиболее интенсивно изучалась засухоустойчивость растений, точнее те свойства, которые позволяют им переносить обезвоживание и перегрев. Для правильного понимания природы этого явления немаловажное значение имели исследования В. Р. Заленского (1904), показавшего, что листья верхних ярусов отличаются более ксероморфным строением, так как развиваются в условиях большей физиологической сухости. Значительной популярностью до 1916 г. пользовалась точка зрения А. Ф. Шимпера, который объяснял засухоустойчивость растений способностью экономно расходовать воду. Несостоятельность такого мнения впервые показали американские исследователи Л. Бриггс и Г. Шанц (1911—1913), проводившие свои опыты в засушливой зоне штата Колорадо (США), а затем Н. А. Максимов (1914—1916), создавший новую теорию засухоустойчивости. Исследования Максимова положили начало пониманию засухоустойчивости как приспособления, позволяющего растению переносить сильное завядание с наименьшим ущербом как для отдельного индивидуума, так и для вида в целом. Вслед за И. И. Тумановым (1926, 1930), обнаружившим способность растений к закаливанию, П. А. Генкель (1946) разработал метод предпосевного закаливания семян, существенно повышающий устойчивость растений к засухе без снижения урожайности.

Многие советские фитофизиологи показали, что физиологическая основа засухоустойчивости у разных групп растений различна и что она зависит от условий, в которых шло их формирование. Она характеризуется теми изменениями в обмене веществ, которые возникают при обезвоживании. Н. М. Сисакян (1940) установил, что засухоустойчивость обусловлена высокой синтетической способностью растения и что его повреждение и гибель происходят в результате падения содержания белковых веществ в протопласте ниже определенной нормы.

В 60-е годы исследователи обратили особое внимание на изучение зависимости устойчивости растений от генетических факторов. Н. А. Сатарова и Е. К. Творус (1965) установили, что у наиболее устойчивых растений и растений, семена которых прошли предпосевную закалку, распада белков с образованием аммиака не происходит, а их ферментативные системы в условиях засухи оказываются более стабильными. При



этом в них происходит обновление белка, а после засухи — новообразование белковых веществ и репарация. Б. Кесслер (1961) выяснил значение в выработке засухоустойчивости нуклеиновых кислот, в частности, РНК. Благодаря электронной микроскопии стало возможным изучение изменений, происходящих в клеточных органеллах — рибосомах, полирибосомах и митохондриях — под влиянием засухи (Н. А. Сатарова, Е. К. Творус, 1965; и др.). В. Н. Жолкевич (1957, 1958) и Т. Ф. Корецкая (1959) показали, что под влиянием засухи происходит разобщение окисления и фосфорилирования в процессе дыхания и последнее становится энергетически неполноценным.

Как показали А. М. Алексеев и Н. А. Гусев (1957), под влиянием засухи в растении происходит изменение структурного состояния воды, что влечет за собой глубокие изменения в макромолекулах белков и нарушения течения биохимических процессов.

Было выяснено, что по мере развития растения его засухоустойчивость обычно повышается, но этот процесс идет лишь до момента образования генеративных органов. Особенно чувствительной к засухе оказалась пыльца. Исследователи пришли к выводу, что в условиях засухи важным фактором нормального образования генеративных элементов является предпосевное закаливание.

В настоящее время во многом выяснена природа ряда ксерофитов и пойкилоксерофитов. Так, например, установлено, что жароустойчивость таких суккулентов, как кактусы, агавы, алоэ, обусловлена большой вязкостью протоплазмы и высоким содержанием связанной воды. Зато они не способны выносить обезвоживание, поскольку обладают малой эластичностью протоплазмы. Кроме того, для обводнения биоплимеров кутикулы эти растения используют метаболическую воду дыхания.

Принято считать, что пойкилоксерофиты впадают в настоящий анабиоз и могут безгранично долго сохранять жизнеспособность. Так, Р. Е. Камерон (1962) обнаружил, что синезеленая водоросль *Stratonostoc commune* в гербарии сохранила свою жизнеспособность в течение 107 лет, а семена лотоса, по данным Ога [цит. по Г. Молишу (1933)], не утратили ее, пролежав в торфяном болоте свыше 1000 лет. Одни исследователи считают, что во время анабиоза жизнь прерывается (П. Ю. Шмидт, 1955), другие рассматривают его как период скрытой жизни (А. И. Опарин, 1960).

К числу неблагоприятных факторов, связанных с недостаточной увлажненностью, относится повышенная соленость почв. Уже в начале нашего века было выяснено, что засоленные почвы образуются в засушливых районах, где редко выпадающие осадки не в состоянии вымыть из почвы накапливающиеся при выветривании минеральные соли. Изучение произрастающих на таких почвах солеустойчивых растений (галофитов) провел советский ботаник Б. А. Келлер (1923, 1927). Он обнаружил, что для солянок, растущих на мокрых солончаках, хлористый натрий не является физиологически необходимым. О. Штокер (1928) показал, что суккулентность галофитов иная, чем у ксерофитных суккулентов, и она не связана с замедленной отдачей воды. Позднее П. А. Генкель и А. А. Шахов (1945) и А. А. Шахов (1956) доказали, что для галофитов солончаки не являются физиологически сухими в связи с близостью залегания грунтовых вод, а также благодаря высокому осмотическому давлению, позволяющему им развивать большую сосущую силу и беспрепятственно расти на высоком фоне засоления. Исследователи установили также происхождение галофитов от гликофитов. Теперь окончательно доказано, что при высокой засоленности почв на растениях оказывают вредное действие прежде всего соли, а уже потом сказывается отрицательное значение осмотического давления почвенного раствора.

М. Д. Кушниренко (1950) показала, что одни и те же галофиты неодинаково адаптируются на различных солончаках: на сульфатных их интенсивность обмена повышается, а на хлоридных, наоборот, понижается. Б. П. Строгонов (1962) установил, что в основе этого явления лежат разнокачественные реакции на почвы с хлоридным, сульфатным и карбонатным засолением. Выяснение разнокачественности засоления почв поставило вопрос о необходимости соответственно дифференцированной агротехники и селекции. Были изучены и некоторые общие реакции растений на засоление.

Предметом исследований явился также вопрос о характере токсического действия солей на растения. Было выявлено различное действие высоких концентраций ряда солей на субмикроскопическую структуру хлоропластов кукурузы. Косвенное их влияние проявлялось в образовании ядовитых соединений и отравлении растений. В. А. Соловьев (1960) пришел к выводу, что засоление нарушает работу трансаминаз и процесс переаминирования, в результате чего накапливается ряд ядовитых для растений промежуточных продуктов обмена. Согласно Б. Кесслеру (1964), засоление затрагивает и другие системы, в частности, нуклеиновый обмен. В условиях засоления снижается отношение ДНК/РНК и сильно угнетается образование РНК, а при адаптации к засолению возрастает устойчивость рибосом, связанных с синтезом белка. Исследовалось также влияние засоления на углеводный обмен, дыхание и фотосинтез.

Одновременно с изучением действия солей на растение шла разработка методов повышения солеустойчивости. Одним из них явился метод предпосевного солевого закаливания, предложенный П. А. Генкелем (1940). В 50—60-х годах Генкель с сотрудниками разработали методы солевого закаливания применительно к хлоридному, сульфатному и карбонатному засолению почвы. Метод повышения солеустойчивости в ряде вариантов был испытан в работах большого числа авторов применительно к хлопчатнику, сахарной свекле, к чубукам винограда, сое и чумизе, просу и пшенице.

Способность растения, именуемая зимостойкостью, включает в себя такие явления, как морозостойкость, холодостойкость, а также устойчивость к зимней засухе, выпреванию, вымоканию и т. п. Определяющим моментом зимостойкости является морозоустойчивость, т. е. способность растений противостоять температурам ниже 0°. Согласно первой теории морозостойкости (Г. Мюллер-Тургау, 1880, 1886; Г. Молиш, 1897), гибель растений при низких температурах происходит в результате обезвоживания протоплазмы, как следствие образования в межклетниках кристаллов льда. Против этой теории выступил К. Мец (1905), который не только отрицал вредное действие льдообразования, но, наоборот, считал этот процесс полезным.

Необоснованность представлений Меца была доказана в результате исследований Н. А. Максимова (1913—1917). Обратив особое внимание на биохимические изменения, происходящие в растении осенью и зимой, Максимов показал, что их вымерзание — результат полного нарушения структуры протоплазмы вследствие обезвоживания и механического давления льда. Растения гибнут не от низкой температуры, как таковой, а от кристаллизации воды. Кристаллы льда подсушивают протоплазму, вызывая коагуляцию ее коллоидов, что ведет к гибели клетки. Если введением концентрированных растворов сахаров уменьшить или совсем предотвратить образование кристаллов льда, то ткани растений могут оставаться длительное время жизнеспособными и в условиях низких температур. П. Л. Богданов (1931) и Б. С. Мошков (1935) установили

большое значение осеннего укорочения дня для перезимовки растений. Наибольших успехов в изучении приспособления (закаливания) растений к низким температурам достиг И. И. Туманов (1951). Согласно Туманову, морозостойкость растений вырабатывается в ходе двух стадий закаливания — осенью и в начале зимы. На обеих стадиях происходят определенные изменения в структуре и составе протоплазмы клеток, повышающие их зимостойкость. М. Ф. Бугаевский (1940) изучил последовательность льдообразования при замерзании молодых тканей пшеницы, а Т. С. Сулакадзе (1945) показала, что клетки закаленных растений более устойчивы к действию кристаллов льда, чем незакаленных. Многочисленными исследованиями было установлено, что одним из важнейших моментов закаливания растения является прекращение его роста и переход в состояние покоя.

Дальнейшее изучение процесса закаливания растений показало, что во время морозов растения повреждаются и гибнут из-за накопления льда не в межклетниках, а в самой протоплазме, где он образуется при гораздо более низких температурах. Г. А. Самыгин (1960) выявил разные типы льдообразования в зависимости от скорости охлаждения. Повышению устойчивости растений к морозу способствует более короткий день, когда количество гормонов роста в растении резко снижается, а содержание ингибиторов роста, наоборот, возрастает, когда падает интенсивность обмена веществ и изменяется белковый состав. М. М. Окунцов и О. Ф. Аксенова (1960) обнаружили у озимой пшеницы глубокую перестройку дыхательных систем.

Новое объяснение природы морозоустойчивости растений дал Дж. Левитт (1962). По его мнению, определяющую роль в выработке устойчивости к низким температурам играют сульфгидрильные группы белков протоплазмы, тогда как дисульфидные группы тормозят этот процесс. При быстром оттаивании льда происходит заполнение водой межмицеллярного пространства и ее гидростатическое давление вызывает разрыв образовавшейся между молекулами белка водородной связи, обладающей меньшей энергией по сравнению с дисульфидной. Концепция Левитта интересна как первая попытка объединить теорию механического повреждения кристаллами льда с биохимическим направлением в исследовании морозоустойчивости.

П. А. Генкель и Е. З. Окнина (1948, 1964 и позднее) развили представление об «обособлении» протоплазмы, согласно которому растение, готовящееся к перезимовке, впадает в состояние глубокого покоя; при этом плазмодесмы разобщаются и образующийся в межклетниках лед не может повредить протоплазму. Явление обособления протоплазмы было подтверждено многими исследователями как в нашей стране, так и за рубежом. На основании концепции обособления были предложены методы диагностики состояния покоя и морозоустойчивости плодовых растений, которые используются многими плодоводами-оригинаторами при выведении новых сортов.

Исследованиями П. А. Генкеля и Е. З. Окниной (1964), И. И. Туманова (1967) и других были выявлены три фазы покоя — органический, глубокий и вынужденный. Согласно взглядам Л. И. Сергеева (1960 и позднее), важной биологической характеристикой древесных пород является их годичный морфофизиологический ритм. В периоды наиболее интенсивного метаболизма устойчивость структуры их протоплазмы понижается, а при падении метаболизма, наоборот, повышается. При глубоком (органическом) покое происходит отток ряда соединений из листьев в зимующие

органы, где идет синтез РНК, белков, липоидов и олигосахаридов. Одной из причин глубокого покоя является низкий уровень РНК и особенно ДНК на эмбриональной стадии почек.

Большой интерес представляют опыты японского ученого А. Сакаи (1956—1961), а также И. И. Туманова и О. А. Красавцева (1962), изучавших возможности достижения безграничной морозоустойчивости у древесных пород. Еще в 1938 г. американский исследователь Б. И. Лейет открыл явление витрификации протоплазмы, заключающееся в быстром замерзании содержащейся в ней воды (при температуре ниже  $-150^{\circ}$ ) без образования кристаллов льда (или очень мелких кристаллов). Возникающий в этом случае аморфный лед не повреждает протоплазму, и после ее быстрого оттаивания (девитрификации) растение возвращается к жизни. В опытах Туманова и Красавцева (1959) закаленные ветки смородины, сосны и березы при ступенчатом охлаждении оставались живыми при температуре до  $-195^{\circ}$ . Большой вклад в изучение морозоустойчивости плодовых культур и ее диагностику внесли работы М. А. Соловьевой (1967).

Среди методов диагностики наиболее надежными считаются многочисленные способы промораживания в холодильных камерах и фитотронах, а также в полевых холодильных установках.

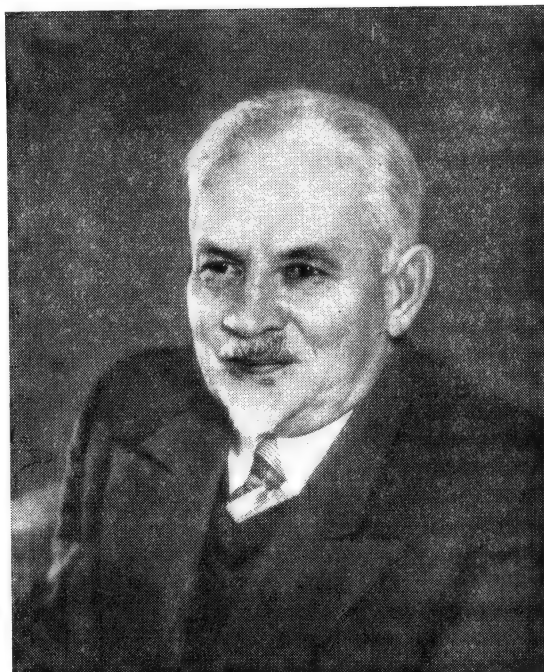
В последние два десятилетия большое внимание стали уделять также проблеме холодостойкости — способности растений переносить без повреждений низкие положительные температуры, близкие к  $0^{\circ}$ . Еще Г. Молиш (1897) высказывал правильное мнение, что в условиях пониженных температур у растений тропического и субтропического происхождения нарушается обмен веществ. В 50—60-х годах оно получило развитие в работах П. А. Генкеля, К. П. Марголиной и В. Н. Жолкевича. Л. А. Незговоров и А. К. Соловьев (1958) показали зависимость холодостойкости растений от патогенной микрофлоры почвы.

В направлении повышения холодостойкости теплолюбивых растений методом закаливания семян работали В. И. Эдельштейн (1944, 1962), А. Е. Воронова (1950, 1953, 1959) и др. Изучение происходящих при этом физиологических изменений шло по двум путям: с одной стороны, исследовали стимулирующее действие переменных температур и их влияние на рост и развитие растений, с другой — основное внимание концентрировали на холодостойкости растений. В результате было выявлено значение пониженной вязкости протоплазмы и усиления обмена веществ для повышения холодостойкости теплолюбивых растений. Закаленные переменными температурами растения сохраняли энергетически более полноценное дыхание, более стабильные фотосинтез и активность ряда ферментов и другие физиологические процессы и при воздействии низких положительных температур.

Прямое отношение к проблеме холодостойкости имело открытие в 40-х годах А. В. Благовещенским и В. П. Филатовым так называемых биогенных стимуляторов — веществ, в норме не свойственных живым тканям растений или животных и возникающих в них при низкой положительной температуре (около  $+1^{\circ}$ ) в качестве защитного средства. Благовещенский (1949—1950) показал, что в малых количествах эти чуждые организму вещества оказывают стимулирующее, а в больших — отравляющее действие на плазму.

В последнее время возрос интерес к влиянию на растения заморозков, вызывающих образование кристаллов льда в межклетниках. Работы С. Н. Дроздова (1968) показали, что под действием заморозков в клетках происходят структурные изменения белков и нарушается нормальный синтез АТФ.

**НИКОЛАЙ  
АЛЕКСАНДРОВИЧ  
МАКСИМОВ**  
(1880—1952)



По данным А. И. Коровина и его сотрудников (1968), после заморозка содержание органических форм фосфора и азота, в частности макроэргического фосфора и РНК, сильно снижается, а неорганических, наоборот, резко возрастает (накапливаются амиды и аммиак). Изменяя уровень минерального питания путем повышения концентрации различных элементов, можно влиять на морозоустойчивость.

### **Экологическая физиология растений**

В 50-х годах в СССР складывается новый — физиологический — подход к изучению устойчивости растений и возникает новое направление исследований — экологическая физиология растений. Основополагающее значение для ее создания имели труды Н. А. Максимова<sup>1</sup> (1913, 1926, 1952; Ленинская премия, 1930), подходившего к изучению явлений устойчивости растений с физиологических позиций. Такой подход позволил исследовать устойчивость не только на организменном и микроскопическом, но в последнее время также и на субмикроскопическом и даже молекулярном уровнях. Он дал, кроме того, возможность установить связь устойчивости с такими общебиологическими явлениями, как анабиоз, передача энергии при засухе, адаптационный процесс, идущий под влиянием окружающих условий, и т. д.

Одни исследователи (Д. Н. Насонов, В. Я. Александров, 1940) полагают, что адаптационный процесс имеет неспецифический характер, другие (П. А. Генкель, 1960, 1967) — стоят на точке зрения его специфич-

<sup>1</sup> Подробнее см.: П. А. Генкель. Научная деятельность Николая Александровича Максимова и его роль в создании экологической физиологии растений. — В сб. «Проблемы физиологии растений (исторические очерки)». «Наука», 1969, стр. 306—331.

ности. Согласно последней точке зрения, влияние неблагоприятных условий (холода, мороза, засухи, засоления) вызывает у растений комплекс ответных защитноприспособительных реакций, одна часть которых носит общий неспецифический характер, а другая вполне специфична. В то же время, сравнение различных видов устойчивости позволило в некоторых случаях установить наличие между ними определенной связи, которая получила название сопряженной устойчивости (П. А. Генкель, С. В. Кушнirenко, 1966).

Что касается вопроса об адаптации к отдельным неблагоприятным факторам, то наиболее обоснованными можно считать представления О. Штокера и Х. Росса (1956, 1967) о фазах реакции и реституции (восстановления), наблюдающихся у растения в ответ на засуху. Различение этих фаз, в которых находится растение, по мнению Штокера, очень важно для оценки его состояния.

\* \* \*

На современном этапе развития физиологии растений отчетливо проявились две основные тенденции, характерные для всей биологии последних трех десятилетий,— ведение исследований в направлениях редукционизма и интегратизма. При этом следует заметить, что первое из них — изучение процессов жизнедеятельности растений на молекулярном уровне — по объему работ несколько уступает второму направлению — интеграционным исследованиям взаимодействия процессов в растениях на разных уровнях познания (от молекулярного до организменного). Это объясняется спецификой фитофизиологии, в центре внимания которой стоит растительный организм как целое, в отличие от биохимии растений, где преобладают работы первого направления. Пока нет оснований предполагать, что существующее соотношение двух названных направлений в фитофизиологических исследованиях в дальнейшем изменится. Несомненно, однако, что со временем гораздо шире развернется изучение взаимосвязей между отдельными растениями, составляющими фитоценоз и, в частности, агроценоз как наиболее просто устроенную экосистему.

Фитофизиологи всегда помнили заветную мечту К. А. Тимирязева «подчинить окружающую природу разумной воле человека», являющуюся по существу целью всех биологических исследований. Теоретические работы по физиологии растений немало дали практике народного хозяйства и прежде всего сельскому хозяйству. В настоящее время физиологи и биохимики растений уделяют гораздо больше внимания разработке фундаментальных проблем науки. Это позволяет решать вопросы практики растениеводства на более высоком уровне.

## Глава 6. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ

Формирование биологической химии как самостоятельной дисциплины в системе биологических наук было длительным и сложным процессом. Современная биологическая химия сформировалась на рубеже XIX и XX вв. Основными факторами ее формирования было развитие химии важнейших природных соединений — жиров, углеводов и особенно белков, первые успехи энзимологии, разработка основных положений о многоступенчатости обмена веществ и роли ферментов в этих процессах. Главной целью биологической химии стало изучение методами химии не суммарных процессов обмена веществ, а превращений в организме каждого отдельного соединения и разработка представлений о всех деталях обменных процессов в их совокупности.

В первой половине XX в. были сделаны кардинальные открытия, позволившие построить общую схему обмена веществ, установить природу ферментов и исследовать их важнейшие свойства, значительно расширить знания о других биологически активных соединениях. В 40—50-е годы быстрыми шагами пошло развитие и усовершенствование биохимических методов исследования. В настоящее время биохимия определяется как «наука, изучающая состав организмов, структуру, свойства и локализацию обнаруживаемых в них соединений, пути и закономерности их образования, последовательность и механизм превращений, а также их биологическую и физиологическую роль»<sup>1</sup>.

Биохимические исследования охватывают очень широкий круг проблем: по существу сейчас нет ни одной отрасли теоретической или прикладной биологии и медицины, которая не была бы теснейшим образом связана с биохимией.

### **Применение органического анализа для изучения химических процессов в организме**

Использование методов химии в исследованиях жизнедеятельности биологических объектов началось вместе с рождением новой химии.

Уже А. Лавуазье, изучая в 1776 г. процесс горения, одновременно проследил химические изменения, которые претерпевает воздух в организме животных. Создание теории горения позволило А. Лавуазье и П. С. Лапласу впервые коснуться проблемы энергетики обмена веществ организмов. 18 июня 1789 г. они доложили Парижской академии об экспериментах по определению теплового баланса химических и физиологических процессов.

Метод сжигания А. Лавуазье как первый метод органического анализа позволил в начале XIX в. приступить к исследованиям химического состава различных продуктов животного и растительного происхождения. Среди первых веществ, подвергнутых достоверному элементарному анализу французскими учеными

<sup>1</sup> Большая советская энциклопедия, т. 3, 3-е изд., 1971, стр. 369.



Ж. Л. Гей-Люссаком и Л. Ж. Тенаром в 1810 г., были яичный белок, фибрин крови и казеин. Естественно, что наибольшее внимание химиков привлекали основные компоненты организмов — жиры, углеводы и белки. Интерес к первым двум группам веществ стимулировался также потребностями развивающихся сахарных, мыловаренных и свечных производств. Гей-Люссак установил, что сахара являются производными углерода и воды. Вскоре другой французский химик, М. Шеврель, заложил основы химии жиров (1823). В 1933 г. Гей-Люссак установил обязательное присутствие азота в белках растений.

В 30—40-е годы XIX в. голландский врач и химик Г. Я. Мульдер предпринял первую попытку расшифровать химическое строение белковых веществ. Созданная им «теория протеина» была с энтузиазмом встречена физиологами, так как позволяла представить не только конституцию белковых веществ и их производных, но и приблизительную картину их образования и распада, а следовательно, химизм основных процессов обмена веществ. Например, процессы, происходящие в организме при дыхании, после А. Лавуазье описываемые суммарными результатами, стало возможным представить в виде химической реакции образования окислов протеина. Однако вскоре работами Ю. Либиха и его ученика, молодого русского химика Н. Ляковского, было показано, что предложенные Мульдером формулы не соответствуют данным анализа, и теория протеина, несмотря на ее поддержку Я. Берцелиусом, была оставлена.

Уже в первой половине XIX в. возникла тенденция использовать методы химии и физики для изучения не только состава тел, но и протекающих в них физиологических процессов. К этому побуждали интересы медицины и сельскохозяйственной практики. После работ Г. Деви (1813) и Ю. Либиха (1840, 1842) все большее число ученых стало склоняться к мысли о познаваемости жизненных процессов на основе законов химии и физики. Наиболее прозорливые физиологи подчеркивали необходимость изучения химической сущности таких важнейших процессов, как пищеварение и дыхание. При этом надежды, связываемые с физиолого-химическими исследованиями, даже несколько преувеличивались. Так, весьма распространенным было мнение, что химические процессы в организме абсолютно идентичны химическим процессам вне его. В 1875 г. К. Бернар писал: «Дыхательные явления принимались за тип чисто химических»<sup>1</sup>. Подобная переоценка, так же как и распространение виталистических взглядов, определялась многими причинами. Одной из них были недостаточные знания о катализе и, в частности, о биологических катализаторах — ферментах, хотя ферментативное (амилазное) действие было открыто уже в 1814 г. петербургским академиком К. Кирхгофом. Существование ферментов стало бесспорным после работ А. Пайена и Ж. Персо (1833), Ж. Форе (1835), Т. Шванна (1856) и А. Корвизара (1856), выделивших амилазу, синигриназу, пепсин и трипсин.

Но дальше нескольких робких и малоудачных попыток общего химического обоснования важнейших жизненных процессов в 40—60-х годах XIX в. биохимия не пошла.

### Первые исследования окислительных процессов

Наиболее результативными оказались исследования процессов биологического окисления. Повышенный интерес к этим процессам объяснялся следующими причинами. Во-первых, успехи химии в середине XIX в. способствовали выяснению роли в этих процессах кислорода. Во-вторых, в то время полагали, что исследование процессов окисления в организме поз-

<sup>1</sup> К. Бернар. Об отношениях функциональных и питательных явлений. СПб., 1875, стр. 16.

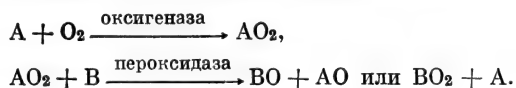
волит помимо основной проблемы решить весьма важные для физиологии вопросы о субстрате и месте окислительных процессов в организме.

В 30-х годах XIX в. А. М. Филомафитский и И. Мюллер уже считали ошибочным, что акт дыхания ограничивается пределами легких, полагая, что образование углекислоты может происходить в тканях или крови. Какие именно вещества должны были при этом окисляться, оставалось неясным.

Теория горения и дыхания А. Лавуазье создала предпосылки для исследования сущности окислительных процессов, в том числе биологических. Первую обобщающую теорию окислительных процессов разработал швейцарский химик Х. Ф. Шенбайн (1845). Его теория, основанная на собственных экспериментах и подкреплённая анализом известных до него фактов, имела целью объяснить сущность окислительных процессов вообще; Шенбайн использовал ее для объяснения окислительных реакций в организме. В его теории биологическое окисление впервые рассматривалось как каталитический процесс. Шенбайн выдвинул представление об активировании кислорода как обязательном и основном условии осуществления окислительных процессов. Создатель перекисной теории биологического окисления А. Н. Бах, отдавая должное работам швейцарского химика, писал: «Потребовалось более полувека на более или менее методическую разработку того поля, на котором Шенбайн расставил столько вех»<sup>1</sup>.

После работ Шенбайна биологическое окисление, как и окисление вообще, стали трактовать как реакцию присоединения активированного кислорода к окисляющимся телам. Немецкий химик Ф. Гоппе-Зейлер (1878) впервые разработал представления об окислении атомарным кислородом (с разрывом молекулы) и указал на важную роль воды в этом процессе, а немецкий физиолог М. Траубе (1882) высказал предположение, что активирование кислорода не обязательно сопровождается разрывом молекулы кислорода, а скорее заключается в образовании перекиси водорода.

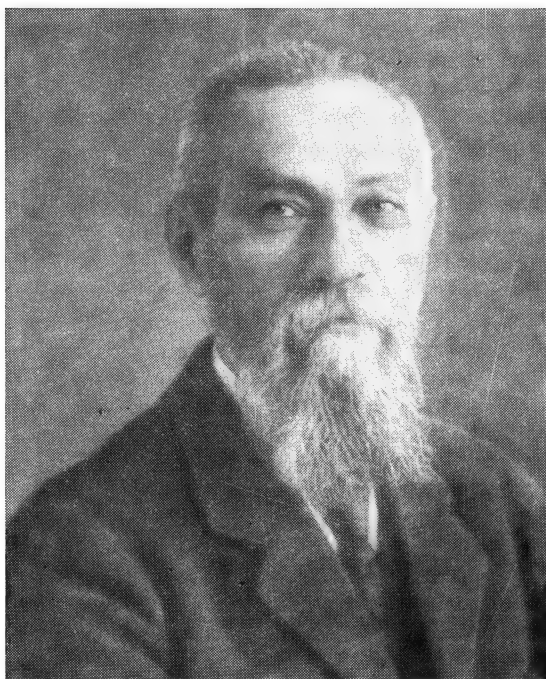
Важным этапом в создании представлений о механизмах биологического окисления была перекисная теория биологического окисления, разработанная А. Н. Бахом (1897; Ленинская премия, 1927). Предполагая промежуточное образование перекисей органических соединений или водорода в качестве активированной формы кислорода, эта теория была по существу первой подлинно биохимической концепцией, основанной на представлениях о сложной организации обменных процессов; в начале XX в. она признавалась единственным достоверным объяснением сущности окислительных процессов. По А. Н. Баху, окисление в организме происходит следующим образом:



Предположение, что биологическое окисление — это процесс, осуществляющийся в результате двух последовательно скоординированных ферментативных процессов, открыло новые пути в толковании химических преобразований, осуществляющихся в организме.

Утверждение выдвинутое еще Шенбайном представлений о каталитической природе окислительных процессов в организме было одним из важнейших результатов теоретической разработки проблемы биологического окисления. До 80-х годов XIX в. катализаторами биологического окисления считали металлы, или специальные «ферменты», природа и

<sup>1</sup> А. Н. Бах. Собрание трудов по химии и биохимии. М., Изд-во АН СССР, 1950, стр. 73.



**АЛЕКСЕЙ НИКОЛАЕВИЧ  
БАХ**  
(1857—1946)

свойства которых оставались неизвестными. Открытие оксидазного действия и выделение первых препаратов биологических катализаторов окисления японским химиком Х. Йосидой (1833) и французским физиологом Г. Бертраном (1895) позволило приступить к изучению природы и свойств оксидаз, которые впоследствии были отнесены к классу истинных ферментов.

Параллельное развитие теоретических исследований биологического окисления и оксидаз привело к первым попыткам создания теории оксидазного действия. Это были по существу первые теории ферментативного действия вообще. Наиболее значительными исследованиями в этой области стали работы Г. Бертрана, разработавшего представления о коферментах.

Другие процессы обмена были исследованы гораздо слабее. В течение почти всего XIX в. биологическая химия (вернее, физиологическая химия) не смогла продвинуться дальше изучения суммарных химических эффектов и изменений, т. е. химического изучения еще не расчлененных на отдельные звенья процессов, происходящих в целых организмах или отдельных органах.

### **Создание теорий химического строения, жиров, углеводов и белков**

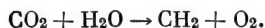
Планомерное изучение важнейших биологических соединений и их превращений стало возможным только после того, как стало известно их химическое строение и были разработаны методы их синтеза.

Во введении к «Органической химии, основанной на синтезе», М. Бертло в 1860 г. писал: «До работ, которые изложены в настоящей книге, никакого систематическо-

го исследования не проводилось. Можно сослаться на два примера полного синтеза естественных тел из элементов: на синтез мочевины Вёлером и синтез уксусной кислоты Кольбе. Эти синтезы были очень интересны, но вследствие природы полученных при этом тел они оставались изолированными и неплодотворными. История науки свидетельствует о том, что два упомянутых синтеза не послужили отправным пунктом ни для одного общего метода и не приводили даже к какому-либо другому необычному воспроизведению природных тел»<sup>1</sup>.

С именем самого М. Бертло связано решение проблемы строения и синтеза жиров. Начав исследования глицерина и его производных, он установил в 1854 г., что глицерин является многоатомным спиртом. Бертло синтезировал его моно-, ди- и триацетаты. Синтезировав затем ряд аналогичных эфиров, он окончательно установил, что природные жиры представляют собой сложные эфиры жирных кислот.

Гораздо более сложным оказалось исследование строения другой группы природных веществ — сахаров. После того, как Т. Соссюр (1804) выдвинул общую теорию превращения углекислого газа и воды в органические соединения под действием солнечного света, поддержанную Ж. Дюма и Ю. Либихом, наиболее значимым достижением, проливающим свет на процессы синтеза углеводов в растениях, было установление Ж. Буссенго (1858) коэффициента ассимиляции, который определяет соотношение объемов превращающегося CO<sub>2</sub> и выделяемого O<sub>2</sub> (приблизительно 1 : 1, по Буссенго). Исходя из этого, А. Бейер (1870) предложил уравнение, описывающее эту реакцию:



Продукт реакции — формальдегид стал рассматриваться как возможный промежуточный продукт образования сахаров. В 1861 г. А. М. Бутлеров, прибавляя на холоду известковое молоко к раствору триоксиметилена, получил желтый сироп, дающий реакции на сахара. В 1882 г. О. Лёв путем полимеризации формальдегида получил несбраживаемый сироп состава C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>, а в 1889 г. — сбраживаемое соединение подобного же строения.

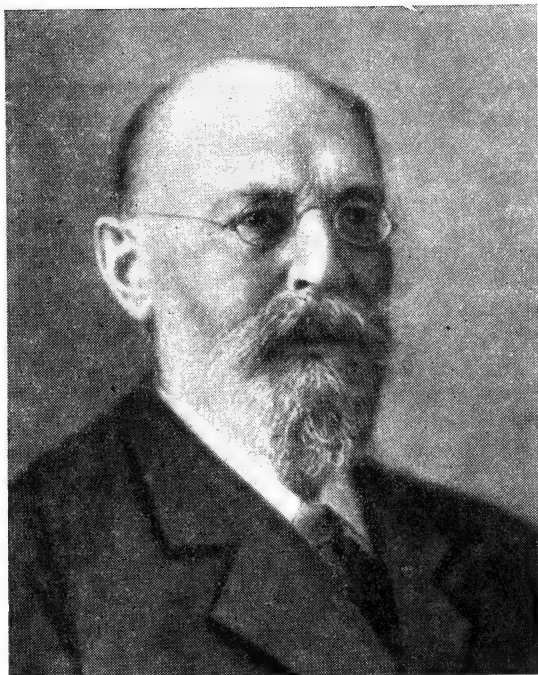
Наибольший успех в исследованиях углеводов выпал на долю немецкого химика Э. Фишера. В 1890 г. он предложил простую номенклатуру углеводов. Используя открытый им фенилгидразин, Фишер разработал метод превращения альдогексоз в кетогексозы, например, глюкозы во фруктозу, позволивший установить различия и тождество конфигураций групп СНОН у различных гексоз.

В продуктах конденсации, полученных по Бутлерову и Лёву, Фишер открыл D, L-фруктозу, для получения которой он разработал новый метод — синтез из формальдегида и глицеринового альдегида в присутствии щелочи. Фишер разработал также ряд других методов синтеза альдогексоз, полностью подтвердивших выдвинутые им представления о строении сахаров (Нобелевская премия, 1902).

После изучения углеводов и исследований соединений пуриновой группы (аденин, гуанин, мочева кислота, кофеин, теобромин, гипоксантин и др.) Фишер приступил к анализу аминокислот и белков.

К концу XIX в. после работ Либиха выяснилось, что дифференцировать белки по их элементарному составу невозможно и даже ведущие химики не верили в возможность выяснить строение белковой молекулы.

<sup>1</sup> М. Бертло. Органическая химия, основанная на синтезе (1860).— Цит. по кн.: М. Джуа. История химии. М., «Мир», 1966, стр. 322.



**ЭМИЛЬ ФИШЕР**  
(1852—1919)

Поэтому приходилось ограничиваться анализом продуктов частичного распада белковых веществ.

В 1870 г. Н. Н. Любавин впервые высказал мысль о том, что белки состоят из аминокислот. С 1806 по 1890 г. в составе белков было открыто девять аминокислот. В основе теорий строения белков, предложенных А. Я. Данилевским, П. Шютценберже и особенно А. Косселем (Нобелевская премия, 1910), лежала идея о том, что белки построены в основном из аминокислотных остатков. Эти работы стимулировали поиски новых аминокислот в белках. В результате в течение последнего десятилетия XIX в. было открыто еще четыре аминокислоты.

### **Пептидная теория строения белка**

До начала XX в. методов определения содержания аминокислот в белках не существовало, химия аминокислот была изучена весьма слабо, а попытки синтеза белковых веществ методологически были совершенно неправильными.

Приступая к систематическому изучению белков, Э. Фишер исходил из представления, что белки построены только из аминокислот, и попытался доказать наиболее вероятное, с его точки зрения, амидное соединение аминокислотных остатков. Он разработал метод разделения смесей аминокислот (так называемый эфирный метод) и использовал его для выделения и индентификации отдельных аминокислот из продуктов кислотного, щелочного или ферментативного разложения белков. После этого он перешел к решению ключевого вопроса о характере связей отдельных аминокислот в молекуле белка. Фишер пошел при этом по новому пути. Вместо применявшегося ранее исключительно аналитического ме-

тогда исследования он использовал метод синтеза: он добивался получения из аминокислот все более и более сложных соединений и пытался их идентифицировать с продуктами частичного распада белковой молекулы — пептонами. В 1901 г. Э. Фишер и Э. Фурно сообщили о синтезе первого пептида — глицил-глицина. В статье, положившей начало систематическому изучению синтетических полипептидов, авторы писали: «Чтобы в этой трудной области получить достоверные результаты, прежде всего необходимо найти метод, который позволил бы последовательно соединять друг с другом молекулы различных аминокислот при помощи связей ангидридного типа, при условии, что каждое из полученных промежуточных соединений может быть охарактеризовано»<sup>1</sup>.

Разработав в течение 1902—1919 гг. несколько методов синтеза соединений аминокислот, так называемых пептидов и полипептидов различного строения, среди которых был, в частности, октадекапептид, состоящий из 18 аминокислотных остатков, Фишер доказал, что основным типом связи аминокислот в молекуле белка является амидная связь между аминогруппой одной аминокислоты и карбоксилком другой. Эту связь Фишер назвал пептидной. Пептидная теория удачно объяснила многие основные свойства белковых веществ — как химические и физико-химические, так и биологические.

В 1925—1929 гг. А. Р. Кизель опроверг ошибочное представление о том, будто неперменной основой всякой протоплазмы является особое тело белковой природы — пластин, с которым связаны ее важнейшие структурные и функциональные особенности. Благодаря исследованиям Кизеля изучение белков стало на правильный путь (формирование современных представлений о строении и функциональной роли белков изложено в главе 23).

### **Первые успехи в изучении природы биокаталитических реакций.**

#### **Открытие специфичности действия ферментов**

В последней четверти XIX в. было установлено, что некоторые химические реакции, с большой легкостью протекающие в организме, чрезвычайно трудно осуществить вне его. На ранних этапах развития энзимологии представление об универсальности ферментативных механизмов оспаривалось вследствие того, что исследования ферментов связывались с отдельными технологическими или физиологическими процессами. Было распространено, например, мнение, что функция ферментов в процессах пищеварения ограничивается разложением пищи. Открытие и изучение окислительных ферментов в последней четверти XIX в. привели к представлению о каталитическом характере ферментативных реакций и выявили их широкое распространение в природе.

Доказательство того, что ферментативные реакции являются разнообразностью химических реакций, имело принципиальное значение в борьбе с витализмом. В 1890 г. Ч. О'Селливан и Ф. Томпсон провели исследование действия дрожжевой инвертазы чисто количественными методами и пришли к заключению, что инверсия следует классическим химическим закономерностям и представляет собой мономолекулярную реакцию. В 1892 г. Г. Тамман сформулировал положение о том, что «неоргани-

<sup>1</sup> E. Fischer, E. Fournau. Über einige Derivate des Glycocolle. — Ber. chem. Ges., 1901, Bd. 34, 2868.

зованные ферменты ускоряют гидролитические реакции так же, как и кислоты»<sup>1</sup>.

Впервые на значение возможности осуществления обратимых биокаталитических реакций указал в 1878 г. А. Я. Данилевский, исследуя ресинтез белков из продуктов их распада в присутствии протеолитических ферментов. Открытие синтетических возможностей ферментов было подтверждено работами А. К. Хилла, осуществившего ферментативный синтез мальтозы (1898).

Изучая строение сахаров, Э. Фишер начал в 1894 г. ряд исследований, касающихся действия на них ферментов. Он убедился, что разные субстраты по-разному атакуются ферментами, а последние в свою очередь обладают избирательностью при действии на различные субстраты. В итоге он пришел к открытию специфичности действия ферментов. Это открытие сделало возможным изучение пределов действия ферментов и внесло гораздо большую определенность в характеристики отдельных катализируемых ферментами реакций и самих ферментных систем.

Исследования Фишера развивали уже сложившуюся тенденцию химического подхода к исследованиям ферментов. Его знаменитый афоризм о том, что фермент подходит к субстрату, как ключ к замку, способствовал развитию представлений о стерическом соответствии между ферментом и субстратом. Под влиянием открытий Фишера шло быстрое проникновение достижений химии биологически важных соединений в энзимологию, что привело в итоге к радикальной перестройке всей системы взглядов на методы изучения реакций обмена веществ.

Ученик Фишера Э. Армстронг в 1904 г. установил, что специфичность проявляется и при торможении ферментативной деятельности аналогами субстрата. Его работы так же, как и исследования А. Брауна (1902), легли в основу гипотез о механизме действий ферментов и образовании фермент — субстратных комплексов, что в свою очередь позволило развить представления о кинетике и механизме действия ферментов задолго до выделения их в чистом виде. Так, В. Анри (1903) впервые вывел кинетические уравнения ферментативной реакции, а Л. Михаэлис и М. Ментен (1913) разработали первую кинетическую теорию действия ферментов.

Успехи органического синтеза после создания А. М. Бутлеровым теории химического строения, возникновение стереохимии и совершенствование органического анализа позволили к концу XIX в. развернуть широкие исследования, в результате которых было открыто строение важнейших химических компонентов организма и заложены основы дальнейшего прогресса в изучении обменных процессов.

На рубеже XIX и XX вв. первые успехи в расшифровке биохимических механизмов жизнедеятельности получили противоречивые истолкования. С одной стороны, их совершенно справедливо рассматривали как важное достижение на пути создания более общих представлений о химических механизмах сложных биологических процессов, как закономерную ступень познания сущности жизни и процессов жизнедеятельности. С другой стороны, их или истолковывали в виталистическом духе, как это сделал, например, лидер неовитализма Г. Бунге, или рассматривали как свидетельство торжества механистического подхода к изучению живой природы. Однако, если в XIX в. приверженцы виталистических и

<sup>1</sup> Г. Тамман. Реакции бесформенных ферментов.— Журн. Российск. физ.-хим. об-ва, 1892, т. 24, вып. 9, серия хим., 717.



механистических концепций пытались найти истину в споре друг с другом, то с начала XX в. решающее значение в определении места химических закономерностей в жизнедеятельности организмов приобрел эксперимент.

### **Разработка биохимических основ учения о питании. Открытие витаминов**

Наряду с общими проблемами, способствовавшими формированию современной биохимии, на рубеже XIX и XX вв. изучались и некоторые частные вопросы. Зачастую они имели принципиальное значение и получали выход в прикладные области исследования. Наибольшие успехи были достигнуты в изучении биохимии питания.

После работ Ю. Либиха господствовало убеждение, что три категории питательных веществ — пластические (белки), дыхательные (углеводы и жиры) и минеральные (соли) — способны полностью удовлетворить потребности организма. Эта точка зрения получила дальнейшее детальное развитие в работах учеников и последователей Либиха — К. Фойта, У. Этуотера, М. Рубнера и др. Школами Фойта и Этуотера были проведены многочисленные исследования рационов, предложены первые химические и биологические принципы определения питательной ценности различных веществ (в частности, опубликованы таблицы питательной ценности множества продуктов) и разработаны представления о химическом и энергетическом балансах организма. В 1898 г. сотрудник Этуотера Ч. Лэнгуорти сформулировал «закон питания», согласно которому пища служит двум целям: поставке энергии для поддержания температуры тела и работы и снабжению материалом для построения тела. Было подсчитано даже необходимое соотношение белков, жиров и углеводов как источников энергии (1 : 2,5 : 1).

Но уже в 80-х годах было показано, что в отличие от животных, питавшихся естественной пищей, подопытные животные, получавшие смесь очищенных белков, жиров, углеводов и солей, погибали. Было высказано предположение, что искусственные питательные смеси неполноценны из-за отсутствия в них некоторых солей, в первую очередь солей редких элементов.

Выяснению этого вопроса была посвящена работа Н. И. Лунина в лаборатории Г. Бунге в Дерптском (Тартуском) университете, опубликованная в 1880 г. Лунин держал мышей на искусственных диетах, составленных из казеина, молочного жира, молочного сахара, солей молока и воды. Все животные через некоторое время погибали. Мыши же, получавшие цельное молоко, развивались нормально. Из этих экспериментов Лунин сделал вывод, что «в молоке, кроме казеина, жира, молочного сахара и солей, должны содержаться еще другие вещества, которые совершенно необходимы для питания»<sup>1</sup>.

В 1896 г. к аналогичным выводам пришел голландский врач К. Эйкман, исследовавший заболевание кур, напоминающее заболевание человека и известное в Японии под названием бери-бери. Ему впервые удалось обнаружить, что в оболочках зерен риса содержится какое-то необходимое для поддержания жизни вещество, ибо добавление этих оболочек к пище предотвращало заболевание. Данные Эйкмана были подтверждены наблюдением над заключенными на о-ве Ява.

<sup>1</sup> N. Lunin. Über die Bedeutung der anorganischen Salze für die Ernährung des Thieres. (Dissert.). Dorpat, 1880, p. 21.

Работа Эйкмана, продолженная Г. Грейнсом, а также исследования Т. Осборна, Л. Менделя и особенно Ф. Гопкинса<sup>1</sup> привели к окончательному пересмотру представлений Либиха о факторах питания. Гопкинсу удалось точно доказать (1906), что нет животного, которое могло бы жить на пищевой смеси, состоящей из чистых белков, жиров, углеводов и минеральных веществ.

В 1911 г. были опубликованы исследования польского ученого К. Функа, работавшего в биохимической лаборатории Листеровского института в Лондоне. Основываясь на представлениях о «дополнительных» питательных веществах, развиваемых Гопкинсом, Функ направил свои усилия на их поиски. Ему удалось получить из рисовых отрубей бесцветные кристаллические иглы, раствор которых при введении больному полиневрозом (бери-бери) вызвал его быстрое выздоровление. В 1912 г. Функ предложил для выделенного им вещества название «витамин», впоследствии распространенное на остальные вещества подобного рода. Он ввел также термин «авитаминоз» для обозначения заболеваний, возникающих при недостатке в пище витаминов.

### **Выделение и изучение основных биокаталитических систем**

Интенсивное развитие биологической химии в первые десятилетия XX в. было связано в первую очередь с успехами в изучении процессов обмена веществ. Необходимо отметить, что биохимические исследования, предпринимавшиеся для уточнения физиологических процессов, в это время вызывали возражения. Получаемые биохимиками противоречивые результаты (например, при изучении распада белков в процессе пищеварения), не удовлетворяли биологов. Химики же критиковали результаты биохимических исследований из-за отсутствия необходимой для правильных выводов точности определений, поскольку биохимики редко работали с чистыми материалами и убедительным контролем.

Успехи химии жиров, белков и углеводов, разработка новых специальных методов анализа, привлечение методов органической и физической химии для изучения биологических объектов резко изменили это положение. В распоряжении биологии оказались методы, позволившие перейти к количественным исследованиям процессов, протекающих как в целом организме и его органах, так и в тканях и отдельных клетках. В 20-х годах XX в. на первом плане были проблемы энергетики живого организма и превращения веществ в процессе их обмена. Первоначально предполагалось, что расшифровка механизмов дыхания и утилизации организмом продуктов питания автоматически приведет к решению общей проблемы обмена веществ и энергетики живого организма. Поэтому вопросы энергетики и взаимопревращения веществ в организме в работах таких выдающихся биохимиков первой половины XX в., как В. И. Палладин, С. П. Костычев, О. Варбург, Г. Виланд, О. Мейергоф, Г. Эмбден и другие, оказались тесно переплетенными.

Уже с начала XIX в. было известно, что окись углерода, вода и мочевины являются конечными продуктами сложных превращений, которые претерпевают жиры, углеводы и белки в организме животного. Однако прежде, чем можно было наметить хотя бы гипотетический ме-

<sup>1</sup> За открытие витаминов К. Эйкману и Ф. Гопкинсу была в 1929 г. присуждена Нобелевская премия.

ханизм промежуточных ступеней метаболизма, необходимо было идентифицировать хотя бы основные промежуточные продукты. Одной из важнейших предпосылок успешной расшифровки всех этапов промежуточного обмена веществ был прогресс в исследовании биологических катализаторов — ферментов. Исследования С. Сёренсена (1909), показавшего зависимость активности ферментов от величин pH, и Л. Михаэлиса (1914), заложившего основы кинетики ферментативных реакций, позволили перейти к планомерному изучению факторов, влияющих на активность ферментов.

Особо важное значение приобрели попытки выделения и изучения каталитических систем, осуществляющих основные обменные процессы. Первые серьезные успехи в этой области открыли непосредственные пути к изучению промежуточных продуктов обмена углеводов (см. об этом в главе 7). Дальнейшему прогрессу в изучении углеводного обмена и развитию энзимологии способствовало выяснение О. Мейергофом (1918) важного факта, что кофермент, аналогичный козимазе Э. Бухнера, А. Гардена и В. Юнга, необходимый для осуществления спиртового брожения, содержится и в тканях мышц. Он установил также, что бесклеточные экстракты мышц способны превращать углеводы в молочную кислоту. В 1921—1927 гг. немецкий биохимик Г. Эмбден обнаружил, что при распаде гликогена в мышцах за счет неорганического фосфата также образуются гексозофосфорные эфиры. Тем самым было экспериментально подтверждено принципиальное сходство процессов брожения и дыхания, после чего анаэробная фаза распада углеводов стала считаться единой для процессов брожения и превращений углеводов в мышце. Это способствовало возникновению идеи единства химических механизмов обмена веществ и осознанию возможности создания единой схемы распада углеводов.

Важным достижением в этом направлении было открытие факта, что при распаде углеводов в мышце, так же как и при брожении, образуются фосфорилированные трехуглеродные фрагменты. Заслуга в этом отношении принадлежит Г. Эмбдену (1922), обнаружившему среди продуктов распада гексоз фосfogлицериновую и глицерофосфорную кислоты. Это позволило ему и О. Мейергофу (Нобелевская премия, 1922) построить первую обоснованную схему анаэробного распада углеводов, которая впоследствии была значительно расширена и дополнена, в первую очередь Я. О. Парнасом. Эта схема, расшифровывающая реакцию Хардена — Юнга, остается общепризнанной и в настоящее время.

#### **Успехи в изучении коферментов. Доказательство химической общности коферментов и витаминов**

Создание этой схемы и выделение промежуточных продуктов распада глюкозы сопровождалось изучением ферментов, катализирующих отдельные этапы превращений. «Зимаза Бухнера» оказалась комплексом ферментов, часть из которых была двухкомпонентной, и содержала простетическую группу — козимазу.

Одним из наиболее выдающихся достижений биохимии первой половины XX в. было установление шведским химиком Г. Эйлером (20-е годы) того факта, что козимаза представляет собой нуклеотид адениловой кислоты и что ее присутствие необходимо для нормального функционирования многочисленных ферментных систем, осуществляющих окисление



ОТТО ВАРБУРГ  
(1883—1970)

промежуточных продуктов обмена веществ. Козимаза, широко распространенная в различных биологических объектах, оказалась идентичной открытому еще в 1918 г. О. Мейергофом фактору окисления гликогена мышечного сока.

С исследованиями Г. Эйлера<sup>1</sup> связано развитие двух новых направлений в энзимологии. Во-первых, выяснение химической природы кофактора процессов дегидрирования позволило приступить на строго химической основе к созданию представлений о механизмах переноса водорода, к изучению кинетики и многих других физико-химических аспектов проблемы действия ферментов. Во-вторых, они создали предпосылки для систематизированных поисков новых ферментов и кофакторов, объединяющихся по новым принципам.

В 1932 г. немецкие биохимики О. Варбург и В. Христиан при исследовании ферментативного окисления глюкозо-6-фосфата обнаружили, что для осуществления этого процесса необходимо присутствие кофактора, отличного от козимазы (или кодегидразы I). Они назвали его кодегидразой II (см. также главу 7).

В том же 1932 г. школой О. Варбурга и одновременно венгерскими химиками во главе с А. Сцент-Дьёрдьи были начаты исследования так называемых «желтых ферментов», которые привели к открытию и синтезу Р. Куном рибофлавина (Нобелевская премия, 1938). Исследования Р. Куна и П. Каррера<sup>2</sup> показали, что рибофлавин идентичен уже известному тогда

<sup>1</sup> За исследования коферментов Г. Эйлер совместно с А. Гарденом были удостоены в 1929 г. Нобелевской премии.

<sup>2</sup> За синтез ряда аналогов витаминов и каротиноидов П. Карреру была в 1937 г. присуждена Нобелевская премия.

**СЕРГЕЙ ПАВЛОВИЧ  
КОСТЫЧЕВ**  
(1877—1931)



витамины В<sub>2</sub>. За этим открытием последовали другие, которые не только подтвердили важную роль витаминов в обеспечении функционирования различных ферментных систем, но позволили расшифровать биохимический механизм многих заболеваний и открыть новые звенья обмена веществ.

С исследованиями коферментов брожения связана разработка очень важной концепции о механизме окислительных процессов в организме. Как уже отмечалось, после работ А. Н. Баха общепризнанной стала перекисная теория биологического окисления (см. также главу 7). Однако уже в 1912 г. В. И. Палладин (Ленинская премия, 1929) и немецкий химик Г. Виланд независимо друг от друга разработали новую теорию биологического окисления, в основе которой лежало представление о дегидрировании (отнятии водорода). Включение кислорода, по Палладину — Виланду, происходило лишь на последнем этапе и приводило к окислению до воды отнятого от субстрата водорода. Исследования Г. Эйлера, О. Варбурга и других показали, что к числу дегидрогеназ, широко распространенных в природе, а также коферментов и акцепторов водорода относятся и уже известные кодегидразы I и II.

#### **Решение проблемы аэробного дыхания. Открытие цикла трикарбоновых кислот**

В течение долгого времени считали, что брожение и дыхание представляют собой совершенно независимые процессы. Однако уже Э. Пфлюгер во второй половине XIX в. высказывал предположение о тесной взаимосвязи этих процессов. Окончательно представления о единстве брожения и дыхания были разработаны С. П. Костычевым (1910), согласно взгля-



**ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ  
ПАЛЛАДИН**  
(1859—1922)

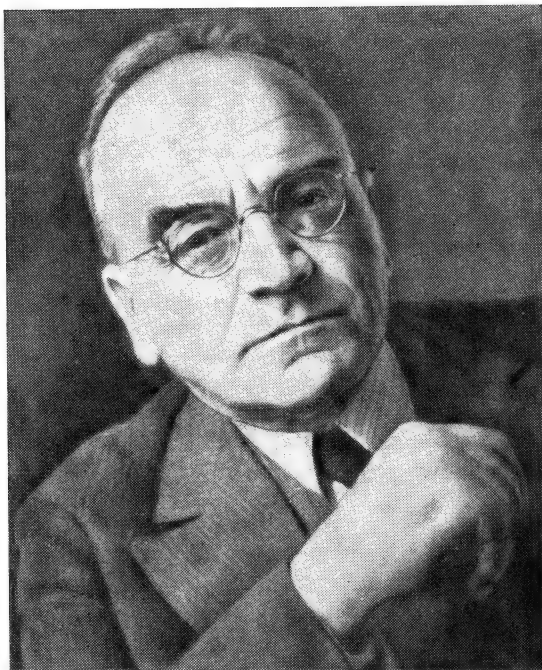
дам которого взаимосвязь между ними могла быть представлена следующей схемой:

<u>Гексоза (<math>C_6H_{12}O_6</math>)</u>	
<u>Промежуточные продукты, общие для брожения и дыхания</u>	
Брожение и анаэробное дыхание (окисление продуктов распада гексоз до спирта и $CO_2$ )	Аэробное дыхание (окисление продуктов до $H_2O$ и $CO_2$ за счет кислорода воздуха)

Работы Костычева (1907, 1911) показали, что начальные фазы аэробного дыхания должны быть сопряжены с конечными фазами анаэробного распада углеводов.

Первые шаги к расшифровке механизма аэробного дыхания сделал после работ Костычева в 30-х годах А. Сцент-Дьёрдьи (Нобелевская премия, 1937). Исследуя дыхание измельченных тканей сердечной мышцы голубя, отличающейся особенно высокой скоростью окислительных процессов, он обнаружил, что постепенно снижающаяся интенсивность поглощения кислорода измельченными мышцами (гомогенатами) может быть восстановлена добавлением солей некоторых органических кислот (янтарной, фумаровой, яблочной и щавелевоуксусной). Наоборот, очень близкая по строению малоновая кислота подавляет интенсивность процесса. Почти одновременно шведский химик Т. Тунберг показал, что мышцы содержат особые ферменты — дигидрогеназы янтарной, фумаровой и яблочной кислот. В дальнейшем американский биохимик Г. А. Кребс обнаружил, что «эффект Сцент-Дьёрдьи» может быть получен также при добавлении к гомогенатам солей кетоглутаровой и пировиноградной кис-

ГЕНРИХ ВИЛАНД  
(1877—1957)



лот, а также аминокислот — глутаминовой и аспарагиновой. Эти открытия навели на мысль, что перечисленные кислоты последовательно превращаются одна в другую в процессе разложения наиболее сложной из них. При этом происходит постепенное окисление органического вещества. Так, была выявлена последовательность: лимонная кислота  $\rightleftharpoons$  цис-аконитовая кислота  $\rightleftharpoons$  изолимонная кислота  $\rightleftharpoons$  кетоглутаровая кислота.

Подобные схемы получили должную оценку после выяснения принципа использования энергии организмом на отдельных этапах окисления (вернее, дегидрирования) промежуточных продуктов. Супругам К. и Г. Кори, исследовавшим процессы распада и синтеза гликогена в мышцах, удалось не только расчленить процесс превращения гликогена в глюкозу на отдельные этапы, но и воспроизвести синтез гликогена из глюкозы *in vitro*. Глюкоза была последовательно превращена с помощью соответствующих ферментов в глюкозо-6-фосфат, глюкозо-1-фосфат и гликоген. Самым важным в этих исследованиях было выяснение роли АТФ (аденозинтрифосфорной кислоты) как донатора фосфатных групп, а также открытие процесса восстановления АТФ и АДФ (аденозиндифосфата) на последней ступени (Нобелевская премия, 1947).

После того как было выяснено, что фосфорные эфиры являются промежуточными продуктами распада углеводов, Г. А. Кребс предложил в 1937 г. схему довольно сложного цикла превращений органических кислот, объясняющую все основные моменты их постепенного окисления и образования АТФ на узловых этапах этого процесса (Нобелевская премия, 1953). Таким образом, этот цикл, получивший название цикла трикарбоновых кислот, связал процессы поэтапного окисления органических веществ и постепенного выделения энергии в организме. Наиболее важным в цикле Кребса был этап, связывающий процессы аэробного и анаэроб-



ного распада углеводов — декарбоксилирование пировиноградной кислоты и перенос ацетильной группы на щавелевоуксусную кислоту, являющуюся конечным продуктом окисления первого компонента цикла — лимонной кислоты. Разработанный Кребсом цикл в дальнейшем был уточнен и подвергся гораздо большей детализации, но его основные звенья сохранили свое значение.

На период 30—40-х годов приходится формирование основных представлений о дыхательной цепи. После открытия Д. Кейлиным цитохромов (1925) возникла реальная возможность построения единой схемы включения кислорода в окислительные процессы. Эта схема предусматривала как активирование водорода, идею которого отстаивали еще В. И. Палладин и Г. Виланд, так и активирование кислорода, после работ А. Н. Баха развиваемое О. Варбургом. Изучение ферментов дыхательной цепи и введение понятия о переносе электронов и окислительно-восстановительном потенциале закончилось в 40-х годах построением схемы дыхательной цепи, лежащей в основе современных представлений.

В передаче водорода (электрона) от молекулы дыхательного субстрата к кислороду воздуха и в активации обоих элементов основную роль играют отдельные ферменты и ферментативные системы. В изучении де-гидрогеназ и оксидаз за последние два-три десятилетия получено много новых данных. Например, использование тяжелого изотопа кислорода  $^{18}\text{O}$  позволило Х. Хайами и его сотрудникам в 50-х годах подтвердить опытным путем достоверность гипотезы А. Н. Баха о возможности в процессе дыхания прямого присоединения кислорода к дыхательному субстрату. При этом было доказано и существование оксидаз, активирующих молекулярный кислород и делающих его способным реагировать с органическими соединениями. Хайами назвал их фенольными оксидазами, а Г. Мезон предложил эту группу ферментов называть трансферазами кислорода.

Не менее успешно шла в последние годы также разработка проблемы энергетики дыхания. В 50-х годах были получены данные, позволившие разработать основы современных представлений по данному вопросу, согласно которым процесс окисления или восстановления можно трактовать как отнятие от дыхательного субстрата и присоединение к нему электрона.

### **Создание представлений о системе биохимических обменных процессов**

Одним из важных следствий открытия цикла трикарбоновых кислот был поворот от представления о биохимических процессах в клетке как изолированных реакциях к представлениям о системе обменных процессов, связанных между собой во времени и пространстве. Этому переходу содействовали успехи в изучении промежуточного обмена азотистых соединений и обмена липидов.

Кардинальным открытием в области промежуточного обмена азотистых соединений была расшифровка реакций переаминирования L-амино- и  $\alpha$ -кетокислот в организме. Переаминирование и осуществляющие его ферментные системы были открыты в 1937 г. советским биохимиком А. Е. Браунштейном, что позволило связать воедино систему превращений отдельных аминокислот с циклом трикарбоновых кислот. Считалось, что основные элементы цикла — пировиноградная,  $\alpha$ -кетоглутаровая и щавелевоуксусная кислоты — участвуют в реакциях переаминирования с образованием важнейших аминокислот — аланина, глутаминовой

и аспарагиновой — и что дальнейшие реакции переаминирования с соответствующими кетокислотами приводят к образованию всего разнообразия аминокислот. Эти предположения получили подтверждение в исследованиях синтеза в организме животных так называемых незаменимых аминокислот (углеродный скелет которых не может быть синтезирован в животном организме). Введение соответствующих кетопроизводных животных, лишенным незаменимых аминокислот, предотвращало их гибель вследствие образования в организме соответствующих аминокислот. Эти работы содействовали развитию представлений об обмене азота в организме (А. Виртанен, Нобелевская премия, 1945; и др.).

Другим важным доказательством правильности упомянутых предположений послужили работы американского химика Р. Шонхеймера с использованием изотопа азота  $^{15}\text{N}$ . Он показал, что после введения в организм глицина- $^{15}\text{N}$  или лейцина- $^{15}\text{N}$  в большинстве аминокислот организма быстро обнаруживается  $^{15}\text{N}$ . Таким образом, цикл трикарбоновых кислот оказался как бы связующим звеном между обменом углеводов и азотных соединений.

Созданию представления о целостной и одновременно динамической обменной системе клетки содействовали и исследования обмена липидов, в первую очередь представления о «метаболическом котле» Р. Шонхеймера, с работ которого началось широкое использование изотопов в биохимических исследованиях.

Существование природных жирных кислот с весьма длинной углеводной цепью представляло серьезную проблему при изучении их распада и синтеза в организме. В начале XX в. немецкий физиолог Ф. Кнооп заложил основу теории распада липидов в организме, получившую название теории  $\beta$ -окисления. При скормливания собакам фенилзамещенных жирных кислот с углеводной цепью различной длины он обнаружил, что окислению в организме с образованием двухуглеродного фрагмента подвергается  $\text{CH}_2$ -группа жирной кислоты, находящаяся в  $\beta$ -положении по отношению к карбоксилу. Все природные жирные кислоты обладают четным числом углеродных атомов в цепи. В дальнейшем теория  $\beta$ -окисления была развита в работах Г. Эмбдена и А. Маркса (1908). Подтверждение ее было получено также при исследовании образования так называемых «ацетоновых тел» у диабетиков —  $\beta$ -оксимасляной и ацетоуксусной кислот и ацетона.

Гипотеза о синтезе жирных кислот была также основана на предположении, что главным строительным материалом для них служат двухуглеродные фрагменты. Еще в конце XIX в. М. Ненцкий высказал предположение, что основной реакцией образования жирных кислот в организме служит альдольная конденсация ацетальдегидных единиц, следующая за восстановлением гидроксильных групп и окислением концевой альдегидной группы.

В 20—30-х годах получила распространение гипотеза И. Смидли, согласно которой исходными компонентами синтеза жирных кислот являются пировиноградная кислота и ацетальдегид, а затем происходит надстраивание двухуглеродных единиц. Однако после открытия коэнзима А. Ф. Линеном (1951)<sup>1</sup> гипотеза Смидли была отброшена.

Прежде чем вопрос о деталях синтеза жирных кислот приблизился к разрешению, было сделано важное открытие, резко изменившее представления биохимиков и физиологов о принципах работы обменного ап-

<sup>1</sup> За работы по гистохимии А. Ф. Линен был удостоен в 1964 г. Нобелевской премии.

парата. Когда в 1935 г. Р. Шонхеймер начал исследования процессов обмена веществ с использованием меченых атомов, одной из первых его задач было выяснение судьбы запасных жиров в организме животного. Считалось, что животные для удовлетворения своих энергетических потребностей окисляют свежепоглощенные жиры. Жировые отложения рассматривались как резерв, используемый лишь по мере обеднения диеты. Шонхеймер скормливал мышам, поддерживая при этом их постоянный вес, льняное масло, двойные связи жирных кислот которого были насыщены изотопом водорода — дейтерием. Эксперимент показал, что меченые жирные кислоты откладывались в запасных жирах и что последние постоянно участвуют в обмене веществ. В целом благодаря исследованиям Шонхеймера с мечеными углеводородами и аминокислотами было установлено, что все компоненты тела находятся в весьма активном динамическом состоянии, образуя так называемый «метаболический котел».

Если при первых опытах Шонхеймера принципы работы этого котла были еще не ясны, то обнаружение тесной связи между обменом липидов и аминокислот, с одной стороны, и углеводов (циклом трикарбоновых кислот), с другой, позволили впервые — сначала лишь гипотетически — наметить контуры сложной динамической системы обратимых и необратимых процессов взаимопревращения промежуточных продуктов обмена веществ и использования энергии в организме.

Таким образом, исследования обмена веществ и его энергетики, т. е. динамическое направление в биологической химии, к 40-м годам XX в. стало главной линией развития этой отрасли биологии. В наши дни открытие новых составных биохимических компонентов организмов и уточнение строения и свойств ранее открытых продолжается.

### **Изучение биологически активных соединений — ферментов и антибиотиков. Создание новых методов**

В 20—40-х годах была установлена структура, исследована биологическая активность и проведены синтезы важнейших гормонов (Л. Ружичка и А. Бутенандт, Нобелевская премия, 1939), стероидов и желчных кислот (А. Виндаус, Нобелевская премия, 1928; Г. Виланд, Нобелевская премия, 1927), витаминов и коферментов (А. Виндаус, П. Каррер, Р. Кун, П. Стинбок, А. Сцент-Дьёрдьи). Конец 40-х годов ознаменовался открытием антибиотиков — пенициллина (А. Флеминг, Г. Флори и Э. Чейн, Нобелевская премия, 1945) и стрептомицина (З. Ваксман, Нобелевская премия, 1952) и созданием антибиотической промышленности (см. главу 7).

Наиболее важными и тесно связанными с изучением обмена веществ были исследования ферментов как индивидуальных химических соединений. Существовавшие до 20-х годов XX в. сомнения относительно их белковой природы были рассеяны после разработки американским биохимиком Дж. Самнером (1926) метода кристаллизации ферментов и получения кристаллической уреазы. В следующем десятилетии было получено большое число кристаллических ферментов (Дж. Самнер, Дж. Нортроп и У. Стенли — Нобелевская премия, 1946) и все они оказались белками. Новый метод получения чистых препаратов ферментов значительно ускорил исследования кинетики ферментативных реакций и свойств отдельных ферментов.

В 40-е годы начинают интенсивно разрабатываться новые методы исследований, в первую очередь физико-химические. Они знаменовали начало радикальных изменений в осуществлении исследовательского поиска и создание новой экспериментальной техники. Возможность использования автоматического и полуавтоматического лабораторного оборудования, созданного в 50-х годах с использованием принципов, разработанных в предвоенные годы, вызвала бурный рост биологической химии, который она переживает в настоящее время.

В 20-х годах Т. Сведбергом (Нобелевская премия, 1926) были построены первые аналитические ультрацентрифуги с масляными роторами, представлявшие собой гигантские сооружения. С их помощью были получены первые сведения о форме и размерах белковых молекул. В 30-е годы А. Тизелиус (Нобелевская премия, 1948) разработал метод электрофореза в свободной фазе, блестяще примененный Г. Теореллем (Нобелевская премия, 1955) для исследования природы взаимодействия кофермента и апофермента. В 1940 г. А. Мартин и Р. Синг (Нобелевская премия, 1952), используя идею, высказанную в 1913 г. русским физиологом М. С. Цветом, разработали метод хроматографии на бумаге. Этот принцип, введенный впоследствии и в электрофоретические исследования, произвел настоящую революцию в аналитической биохимии.

### **Биоэнергетика**

Понятие «биоэнергетика» ввел в науку А. Сцент-Дьёрдьи, выпустивший в 1957 г. монографию под тем же названием. Термин «биоэнергетика» признан наилучшим 11 лет спустя группой ведущих специалистов по биохимии дыхания и фотосинтеза, собравшихся в Полиньяно (Италия), чтобы определить новую область биологии, связанную с изучением молекулярных механизмов энергетического обмена клетки.

Проникновение на молекулярный уровень организации отличает биоэнергетиков от физиологов и биохимиков, изучавших внешние суммарные показатели и спецификацию химических реакций энергетического обмена организма. Биоэнергетика ставит перед собой два вопроса: какие именно молекулы среди всего разнообразия природных соединений ответственны за превращение энергии в клетке и каким образом они выполняют свою функцию.

Первая из упомянутых проблем уже решена применительно к большинству биологических процессов трансформации энергии. Начало этому направлению было положено в середине 40-х годов, когда В. А. Энгельгардт и М. Н. Любимова обнаружили АТФазную активность нерастворимого мышечного белка миозина. Авторы сделали вывод о том, что именно миозин ответствен за трансформацию химической энергии АТФ в механическую работу мышц. Впоследствии эта мысль получила полное подтверждение в работах многих исследователей, показавших, что гидролиз АТФ вызывает конформационное изменение актомиозинового комплекса, что в свою очередь вызывает сокращение мышечного волокна. В дальнейшем выяснилось, что и многие другие типы трансформации энергии в клетке осуществляются посредством нерастворимых белковых комплексов, которые обычно встроены в те или иные мембранные образования.

Последнее обстоятельство определяет тесную взаимосвязь и взаимопроникновение биоэнергетики и биологии мембран как новой отрасли современной биологии.

В 1949 г. А. Ленинджер в США показал, что важнейший процесс аккумуляции энергии — окислительное фосфорилирование, открытое в 1930 г. В. А. Энгельгардтом, — локализован в митохондриях, имеющих две мембраны — внешнюю и внутреннюю. В начале 60-х годов выяснилось, что внутренняя мембрана митохондрий служит носителем ферментов окислительного фосфорилирования. Вслед за этим было показано, что фотофосфорилирование, обнаруженное в середине 50-х годов Д. Арноном (США), также локализовано в структурных мембранах, а именно в тилакоидах хлоропластов. Мембранная локализация ферментов окислительного фосфорилирования и фотофосфорилирования оказалась характерной для микроорганизмов.

Роль мембран в окислительном фосфорилировании представлялась неясной в рамках традиционных «химических» гипотез энергетического сопряжения, постулировавших, что процессы переноса электронов и образования АТФ связаны между собой через промежуточный продукт неизвестной химической природы. Подобные взгляды развивались в 40-е годы Ф. Липманом (Нобелевская премия, 1953), а затем Э. Слейтером и Б. Чансом (США) и др.

Дальнейший прогресс в разработке проблемы окислительного фосфорилирования связан с именем английского биохимика П. Митчела, работавшего в 1961—1966 гг. так называемую хемиосмотическую теорию окислительного фосфорилирования. По Митчелу, химическая энергия процесса окисления в митохондриях превращается сначала в электрическую (мембранный потенциал), а затем вновь переходит в химическую форму и используется для фосфорилирования АТФ неорганическим фосфатом. В самые последние годы эта гипотеза была подтверждена работами советских и американских лабораторий. Оказалось, что цепь окислительных ферментов — переносчиков электронов располагается поперек внутренней мембраны митохондрий, в результате чего окислительная реакция приводит к переносу электронов от одной стороны мембраны к другой ее стороне и к появлению разности электрических потенциалов между вне- и внутримитохондриальными участками. Мембранный потенциал может быть образован также за счет гидролиза АТФ митохондриальной АТФазой, локализованной во внутренней мембране. Этот процесс обратим, что обеспечивает возможность использования энергии окисления, превращенной в мембранный потенциал, для синтеза АТФ.

В 1971 г. Э. Ракеру (США) удалось продемонстрировать самосборку мембранных пузырьков, способных к окислительному фосфорилированию. Пузырьки, образованные из фосфолипидов и очищенных ферментов дыхания и фосфорилирования, генерировали мембранный потенциал и синтезировали АТФ за счет энергии, освобождающейся при окислении аскорбиновой кислоты кислородом.

Изучение функций мембранного потенциала в митохондриях привело к выяснению природы осмотической работы целого ряда биомембран. Оказалось, что катионы, проникающие через мембрану митохондрий, накапливаются внутри этих органелл под действием электрического поля, которое генерируется дыханием или расщеплением АТФ. Обнаружилось также, что проникающие слабые кислоты аккумулируются митохондриями, двигаясь по градиенту рН, возникающему в результате работы тех же ферментативных систем, которые образуют мембранный потенциал.

Выяснение природы движущих сил ионного транспорта в митохондриях позволило продвинуться в понимании механизма осмотической работы мембраны хлоропластов и бактерий. Оказалось, что и в этих слу-

чаях химическая энергия субстратов окисления или АТФ, а также энергия света сначала превращается в электрическую и лишь затем используется для переноса целого ряда соединений против концентрационных градиентов.

Иной механизм обнаружился при изучении осмотической работы клеточной мембраны животных организмов. Оказалось, что в этом случае первичным процессом является, как правило, выход из клетки ионов  $\text{Na}^+$  в обмен на внешние ионы  $\text{K}^+$ . Источником энергии служит гидролиз АТФ, который катализируется специальным мембранным ферментом — АТФазой, активируемой ионами  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  (Na, K-АТФазой). Перенос веществ в клетку против концентрационных градиентов происходит вместе с ионами  $\text{Na}^+$ , которые движутся внутрь клетки по градиенту своей концентрации. Механизм этого явления, как и строение Na, K-АТФазы, остаются неясными.

Подобное положение характерно также для многих других явлений трансформации энергии в клетке, таких, как механическая работа актомиозина, сократительных белков сперматозоидов, бактерий и фагов, механическая работа рибосом, энергообеспечение процесса нервного возбуждения и т. д. Во всех этих случаях выяснена природа ферментов (или комплексов ферментов с небелковыми компонентами), осуществляющих акт трансформации энергии, но каким образом происходит этот акт, пока остается неизвестным. Сказанное относится даже к такому сравнительно простому случаю, как рассеяние энергии дыхания в виде тепла. Доказано, что этот процесс у теплокровных животных может оказываться биологически полезным в условиях внешнего охлаждения организма. Однако в цепи событий, происходящих между дыханием и повышенной продукцией тепла на холоду, еще остаются неясные моменты. Выяснение механизма действия ферментных систем — трансформаторов энергии является важнейшей задачей биоэнергетики на данном этапе ее развития.

\* \* \*

Расцвет биологической химии после первой мировой войны выдвинул ее в число наиболее быстро развивающихся и перспективных областей знания.

К концу 50-х годов биологическая химия приобрела черты сложной комплексной науки, выводы которой имеют первостепенное значение для обширного круга вопросов. Для изучения закономерностей биохимических процессов и проникновения в сущность жизненных явлений биохимики используют достижения физики, общей, органической и физической химии, фармакологии, патофизиологии и других отраслей медицины, развитие которых теперь в свою очередь зависит от успехов биологической химии.

В рамках этой дисциплины началась дифференциация. Уточнение данных о деталях превращений химических веществ и о различиях в химическом составе организмов привели к возникновению сравнительной и эволюционной биохимии (см. главу 21). Биохимия изучает также важнейшие формы организации материи — пограничную область между живой и неживой природой. В 1924 г. А. И. Опарин выдвинул теорию возникновения жизни на Земле, заложив основы нового направления биохимии (см. главу 22).

Данные биохимии широко используются в сельском хозяйстве и медицине. Успехи в изучении последовательности процессов основного об-

мена веществ, прежде всего у микроорганизмов, позволили начиная с 40-х годов приступить к созданию микробиологической промышленности и выпуску антибиотиков, витаминов, органических кислот и аминокислот, некоторых органических полупродуктов и, наконец, кормовых белков (см. главу 7).

Всем этим были заложены основы перехода биологической химии на новый, современный этап, характеризующийся комплексным подходом к изучению процессов, протекающих в организме, в первую очередь биосинтетических и энергетических, и дальнейшим внедрением в эту науку методов и представлений физики и физической химии. Развитие исследований по биологической химии, осуществляемых на молекулярном уровне, рассмотрено в главе 23.



## Глава 7. ОБЩАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

### Особенности микробиологии в XX веке

Создание широких теоретических обобщений и успешное практическое применение результатов научных исследований составили основное содержание прогресса этой отрасли знания в XX в. Характерной чертой развития микробиологии в XX в. является все более углубляющаяся дифференциация, связанная с открытием и изучением большого разнообразия микроорганизмов и приведшая к обособлению новых научных дисциплин — бактериологии, микологии, вирусологии. Кроме дифференциации по систематическому признаку в микробиологии выделились научные разделы, различающиеся объектами и задачами исследования. Таковы общая, медицинская, сельскохозяйственная, почвенная, техническая, водная, геологическая, радиационная микробиология и генетика микроорганизмов. Из них общая микробиология, изучающая строение и жизнедеятельность всех видов микроорганизмов, приобрела интегрирующее значение.

Опережение разработки теоретических представлений о механизме микробиологических процессов их практическим использованием характерно не только для раннего, но до некоторой степени и для современного этапа развития микробиологии, когда результаты практического использования микробов служат ключом к выяснению их физиологических особенностей. Указанная методологическая закономерность развития микробиологии определяется спецификой самого объекта исследований.

В настоящее время микроорганизмы наряду с другими микроскопическими организмами служат удобными объектами генетических, биохимических, цитологических, физиологических и других исследований, на которых изучаются актуальные проблемы соответствующих наук.

Выявление большого разнообразия мира микробов повлекло за собой изучение разнообразия их химической активности, первые общие представления о которой давала практика. Раскрытие в первой половине XX в. таких форм биохимической деятельности микробов, как разложение, синтез и трансформация веществ субстрата, определило интенсивное развитие физиолого-биохимического направления в микробиологии, в результате чего был накоплен большой фактический материал по физиологии и биохимии микроорганизмов.

Наряду с обнаружением огромного многообразия физиологических функций микроорганизмов одной из ведущих теоретических проблем общей микробиологии в XX в. стало выявление единства живого путем изучения общих генетических и биохимических механизмов.

Широкое практическое использование разнообразных форм жизнедеятельности микробов сделало в XX в. актуальной теоретическую и практическую разработку вопросов культивирования микроорганизмов с целью интенсификации вызываемых ими процессов. Это в свою очередь обусловило необходимость изучения основ регуляции роста и развития микроорганизмов, поиск способов воздействия на их обмен веществ, что опре-

делило формирование еще одного направления современной микробиологии — управляемого культивирования микроорганизмов.

Успехи почвенной, сельскохозяйственной, геологической, медицинской микробиологии в XX в. могут быть предметом специального исследования. В настоящей главе кратко представлено развитие таких направлений общей микробиологии, как изучение экологического разнообразия микробов, принципы их систематики и классификации, морфология и цитология микроорганизмов, а также изучение некоторых форм диссимиляционной, биосинтетической и трансформирующей деятельности микробов. Кроме того, предпринята попытка осветить основные результаты в решении проблемы управляемого культивирования и в развитии генетики микроорганизмов.

### **Выявление экологического разнообразия мира микробов**

Огромное разнообразие микроорганизмов стало известно уже в конце XIX в. В XX в. оно получило всестороннее экспериментальное обоснование в результате эколого-физиологических исследований. Выявление разнообразия форм жизнедеятельности микроорганизмов сопровождалось поисками в природе различных экологических типов. Экологическая микробиология оказалась в XX в. одной из основных сфер развития идей В. И. Вернадского (1923) о ведущей роли живых существ в превращениях химических элементов на земной поверхности. Трудami С. Н. Виноградского, В. Л. Омелянского, М. Бейеринка и других была доказана важнейшая роль микроорганизмов в геохимических процессах и установлено их огромное геологическое значение.

В первой половине XX в. экологическое направление в микробиологии особенно плодотворно развивалось в нашей стране. Идея о важнейшей роли микроорганизмов в круговороте веществ в природе была впервые высказана В. Л. Омелянским (1909). Он же представил схемы круговорота веществ в природе, указав, что путь к познанию закономерностей круговорота состоит в изучении морфологии, физиологии и экологии микроорганизмов. Омелянский провел детальное изучение жизнедеятельности микроорганизмов, принадлежащих к различным эколого-физиологическим группам: участвующих в круговороте азота — нитрификаторов и азотфиксаторов; осуществляющих круговорот серы — гнилостных и сульфатредуцирующих, бесцветных, окрашенных и тионовых бактерий; играющих важную роль в круговороте железа — железобактерий; обеспечивающих круговорот углерода — разложение и синтез органических соединений.

Успехи, достигнутые в раскрытии экологических особенностей микробов, были в значительной мере связаны с применением специальных методов изучения живой микрофлоры, основывающихся на принципе культивирования в среде, максимально приближающейся к природным условиям обитания микробов. Культивирование в таких особых условиях, не вызывающих нарушений в нормальной жизнедеятельности микробов, позволило воспроизвести многие микробиологические процессы и дало возможность контроля за развитием культуры. Экологическое направление в микробиологии обеспечило интенсивное развитие многих разделов этой науки. Идея С. Н. Виноградского (1924) о том, что только продолжительное по мере возможности наблюдение над процессом развития единичных форм (особей) в микрокультурах может привести к цели, легла в основу разработки методов прямого микроскопического исследования микроорганизмов.



**СЕРГЕЙ НИКОЛАЕВИЧ  
ВИНОГРАДСКИЙ**  
(1856—1953)

Среди них особенно широкое применение получил метод стекол образования России — Холодного (1927, 1930). В применении к илам этот метод был усовершенствован гидробиологом Э. Науманом (1923). К числу подобных же приемов изучения микрофлоры в естественных условиях относятся: «почвенная камера» Н. Г. Холодного (1933) и его же метод «проращивания» почвенной пыли, представляющий собой модификацию метода почвенных комочков, созданного С. Н. Виноградским; приемы изучения глубоководной (баротолерантной) микрофлоры, разработанные А. Е. Криссом (1959; Ленинская премия, 1960) и его сотрудниками; капиллярные методы изучения микроорганизмов, введенные Б. В. Перфильевым и Д. Р. Габе (1964; Ленинская премия, 1964); пластинки из нитратного агара, предложенные Е. З. Теппер для изучения проактиномицетов; педоскопы, созданные Т. В. Аристовской для изучения почкующихся бактерий и нашедшие широкое применение в почвенной микробиологии, и др.

В последние годы микробиологические исследования вод, илов, подводных грунтов, почв и горных пород, ставящие целью изучение состава свободно живущей микрофлоры и экологических закономерностей ее распределения, развивались менее интенсивно, чем до 60-х годов. Это связано с переключением внимания микробиологов на физиолого-биохимические, цитологические и генетические проблемы.

### **Развитие принципов систематики микробов**

Известно, что состояние систематики организмов свидетельствует об уровне их познания и отражает преобладающие тенденции в развитии науки. Это правило наглядно подтверждается на примере развития микробиологии.

В XX в. классификация микробов развивалась на основе уже имевшихся систем микроорганизмов. Первые системы строились по принципам ботанической классификации и опирались преимущественно на морфологические признаки. Идея о необходимости использования при систематизации бактерий физиологических признаков была обоснована в трудах С. Н. Виноградского и М. Бейеринка и впервые реализована в системе молочнокислых бактерий С. Орла-Иенсеном (1919). Последующие попытки систематизации бактерий основывались преимущественно на принципе номенклатурных типов (Р. Бьюкенен, 1926), что привело к созданию определителей, носивших преимущественно характер описаний отдельных родов.

В первой половине XX в. в принципах классификации наметились два основных подхода.

В основе первого из них — филогенетического — лежит дарвиновская концепция эволюции и идея создания общей схемы происхождения и родства организмов. Методологической основой попыток построить генеалогическую систему микроорганизмов служил тезис о том, что источником информации об эволюции и филогенетическом родстве микроорганизмов могут быть результаты изучения современных форм. Правомочность этой точки зрения была в значительной мере подкреплена исследованиями генетиков и биохимиков, создавших основы геносистематики, которая дала возможность определять сходство и различие организмов в естественных единицах информации (А. Н. Белозерский, А. С. Спириг, Б. Ф. Ванюшин, Д. Де-Лей, Л. Хилл, Дж. Мармур и др.). Ведущим методом этого направления стало определение состава и последовательности расположения нуклеотидов в ДНК. С его помощью удалось в значительной мере пополнить представления о филогенетических связях в мире микроорганизмов. В то же время выяснилось, что при определении критериев родства этот метод может играть лишь вспомогательную роль.

Другой подход к классификации микробов отрицает значение их филогенетических и генеалогических особенностей. К сторонникам этой точки зрения относятся главным образом зарубежные исследователи (Р. Бьюкенен, Д. Жилмур, П. Снет, А. Коэн, С. Коэн и др.). Не отвергая наличия филетических связей между организмами, они считают, что на современном уровне знаний между ними если и можно установить известную степень родства, то лишь относительную. При этом основное таксономическое значение придается признакам, которые подлежат чисто статистической обработке (нумерическая таксономия). Все такие признаки рассматриваются как равноценные. В бактериологию этот метод был введен П. Снетом в 1957 г.

Следует отметить, однако, что в систематику бактерий принцип нумерической таксономии не внес ничего принципиально нового; он позволил лишь сравнительно быстро систематизировать большое многообразие форм.

Теоретические основы принятой в настоящее время систематики были разработаны А. Ключвером и К. Ван-Нилем (1936), которые рассматривали род бактерий в качестве морфофизиологического единства. Вслед за этими исследователями стали считать, что в систематике бактерий, в отличие от систематики растений и животных, центральное положение занимает род, а не вид. При бедности морфологических типов организации и разнообразии физиологических функций бактерий некоторые исследователи (Р. Стениер, 1968) отдают предпочтение в таксономии физиологическим признакам. До сего времени нет общепринятого списка при-



**МАРТИН БЕЙЕРИНК**  
(1851—1931)

наков-дескриптеров, который позволил бы унифицировать описание родов у прокариотов и вместе с данными геносистематики и филогенетики создал бы основу естественной систематики микроорганизмов.

### **Морфология и цитология микроорганизмов**

Морфо-цитологические исследования микроорганизмов в XX в. развивались в направлении изучения ряда специальных проблем, сопровождавшегося разработкой как общих морфо-цитологических методов исследования (например, цитологических и цитохимических методов, совершенствованием светооптической и электронно-микроскопической техники), так и созданием некоторых специальных методов, обеспечивающих наблюдение за живыми, активно функционирующими клетками микробов. С помощью методов, разработанных Н. Г. Холодным, А. С. Разумовым, В. Д. Тимаковым, М. А. Пешковым, Б. В. Перфильевым и другими, была выявлена в 20-х годах ошибочность так называемой теории циклогении Ф. Лениса, Г. Эндерлейна и Е. Алмквиста, утверждавшей наличие у микроорганизмов сложных циклов развития, протекающих по замкнутому кругу.

Начиная с 40-х годов морфология микроорганизмов стала развиваться преимущественно в направлении изучения структуры и функций клеточных органоидов. В нашей стране это направление получило развитие в трудах М. Н. Мейселя и его сотрудников.

Основными вопросами морфо-цитологических исследований микроорганизмов в XX в. были структура и химический состав ядерного аппарата и цитоплазмы, клеточной стенки, мембранной системы, митохондрий, рибосом, жгутиков и т. д. Эти исследования содействовали выявлению к концу 50-х годов цитологических различий между прокариотами и эвкариотами.



**АЛЬБЕРТ КЛЮЙВЕР**  
(1888—1956)

Данные о тинкториальных свойствах клеточной оболочки бактерий начали появляться с 1924 г. (М. Гутштейн, Г. Найзи, Р. Маррей, М. А. Пешков и др.). Было установлено, что известное ранее характерное окрашивание бактерий по Граму обусловлено содержанием, глубиной залегания и степенью защищенности липидами мукопептидного комплекса, ответственного за ригидность клеточной стенки.

Для изучения жгутиков с начала XX в. стали использоваться методы темного поля (К. Рейхерт, Ф. Науман), а позднее и фазово-контрастной микроскопии (А. Флеминг). А. Пийпер рассматривал жгутики как пассивные выросты клеточной стенки полисахаридной природы. Согласно другой, оказавшейся более правильной точке зрения, жгутики представляют собой органоиды, содержащие сократительные белки (Ч. Вейбулл). По данным Ф. Фурмана (1910), жгутики берут начало в базальной «грануле» (мембранная структура), расположенной в цитоплазме.

В конце 50-х — начале 60-х годов было показано, что цитоплазматическая мембрана у бактерий инвагинирует в цитоплазму, образуя внутриклеточные мембранные структуры — мезосомы (П. Фиц-Жаме, 1960) и хроматофоры. Оказалось, что эти структуры, количество которых в клетке может быть различным, обладают различной ферментативной активностью. К настоящему времени мнения о их роли в клетке разделились. Одни считают, что мезосомы — структуры полифункциональные, другие относят их к функционально строго дифференцированным образованиям. Предполагается, что мезосомы содержат ферменты дыхательной цепи (М. Солтон, В. М. Кушнарев и др.), ферменты азотфиксации (В. А. Яковлев с сотрудниками), участвуют в спорообразовании (П. Фиц-Жаме, Д. Охайе, У. Мурелл) и клеточном делении.

Интенсивно изучалось бактериальное ядро. Введение в практику цитологических исследований основных красителей позволило А. Мейеру в 1908 г. сформулировать положение о дискретности ядерной субстанции у бактерий. Согласно другой точке зрения, хроматин в бактериях диффузно распределен в цитоплазме и лишь при различных патологических состояниях или на ранних стадиях спорообразования «отмещивается» в виде гранул и тяжей (Ф. Шаудин, Р. Гертвиг, К. Добелл, К. Пиетшманн, А. А. Имшенецкий).

Применение реакции Фёльгена—Россенбека, контрастной фотографии, фазово-контрастного устройства, электронно-микроскопических, генетических и биохимических методов исследования привело в настоящее время к установлению того, что ядро, или нуклеоид, бактерий представлен в виде одной нити ДНК, свернутой в кольцо и прикрепленной к мембране, и что нуклеоид, или бактериальная хромосома, не имеет ядерной мембраны. В этом его главное отличие от структуры ядерного аппарата эвкариотов.

Богатый материал был получен по изучению функциональной морфологии органелл низших эвкариотов. Оказалось, что митохондрии дрожжей обладают большой изменчивостью структуры, высокой сорбционной активностью и легкой повреждаемостью при химических и физических воздействиях. Это подтвердило их участие в метаболических процессах. В 1938 г. М. Н. Мейсель описал характерную перестройку митохондрий у факультативных аэробных дрожжевых организмов при их переходе от аэробных к анаэробным условиям. Та же перестройка была обнаружена в 50-х годах при изменении концентрации сахаров, витаминов и антибиотиков. Изучение ультраструктуры дрожжевых митохондрий выявило наличие у них крист с грибовидными субъединицами. Было показано, что эти же ультраструктуры характерны для всех самостоятельно существующих организмов, начиная от бактерий и кончая клетками высших организмов.

В 40—50-х годах было установлено, что внутренняя мембранная система, образующаяся из цитоплазматической мембраны, имеется главным образом у грамположительных бактерий; у грамотрицательных бактерий она развита слабее. Возникла гипотеза о гомологичности органелл эвкариотных клеток с целой клеткой прокариот.

Последние пять—семь лет ознаменовались значительным прогрессом в изучении морфогенеза бактерий и раскрытии его химической основы. Это стало возможным благодаря исследованиям генетического аппарата и биосинтеза структурных компонентов клетки.

### **Физиология и биохимия микроорганизмов**

В формировании физиолого-биохимического подхода к изучению жизнедеятельности микробов ярко проявилась одна из характерных черт микробиологии, о которой говорилось выше: исследования, носящие прикладной характер, оказались источником данных, имеющих большую теоретическую и научную ценность. Вместе с тем специфические свойства микроорганизмов — быстрый рост и высокая активность обмена, разнообразие форм анаболизма и катаболизма, экологическая специфика — определили исключительную роль микроорганизмов как наиболее удобных объектов для химического изучения обмена веществ.

В теоретическом истолковании результатов физиолого-биохимических исследований выявились две взаимосвязанные тенденции: с одной сторо-



ны, поиски единства в формах метаболизма, обнаруживающегося в общих биохимических и генетических механизмах, с другой — проникновение в тонкую специфику физиологии отдельных групп микробов. Известные в настоящее время четыре основных типа обмена веществ микроорганизмов — фотолитотрофный, фотоорганотрофный, хемолитотрофный и хемоорганотрофный — детально изучались с помощью различных физико-химических методов.

Хронологически одной из первых проблем, рассмотрение которой дало начальные сведения о физиологических особенностях микробов, было изучение хемоорганотрофного (гетеротрофного) обмена.

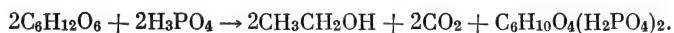
После провозглашения Л. Пастером физиологической теории брожения химизм и энзимология процессов брожения стали предметом исследований английской, немецкой, американской и русской школ биохимиков и микробиологов.

Изучение биохимии различных брожений дало представление о диссимилятивной деятельности микроорганизмов и выявило большое разнообразие форм метаболизма в мире микробов.

Решающее значение для выяснения биохимической сущности процессов диссимиляции имела разработка Э. и Г. Бухнерами<sup>1</sup> (1897) метода бесклеточного спиртового брожения.

Продолжая работы Бухнеров, английские биохимики А. Гарден и В. Юнг (1904) сообщили об успешном разделении бесклеточного дрожжевого сока на две фракции, каждая из которых в отдельности не обладала способностью сбраживать глюкозу. Это открытие повлекло другое, не менее важное: было установлено, что сбраживание углеводов сопровождается образованием фосфорилированных производных, которые Гарден<sup>2</sup> и Юнг отнесли к промежуточным продуктам процесса брожения. Таким образом была открыта физиологическая функция фосфора в процессах диссимиляции углеводов.

В результате этих исследований Гарден и Юнг вывели (1908) уравнение спиртового брожения:



В 1905 г. Л. А. Иванов независимо от Гардена и Юнга пришел к тем же выводам, установив, что прибавление неорганического фосфата к дрожжевому соку ускоряет сбраживание глюкозы, причем фосфат из сока исчезает. В 1911 г. К. Нейберг с помощью разработанного им метода «ловушки» впервые выделил промежуточный продукт распада глюкозы — ацетальдегид. В 1913 г. А. Н. Лебедев разработал эффективный метод получения бесклеточного дрожжевого сока — метод мацерации, обеспечивающий успешное исследование механизма разложения углеводов. Дальнейшему прогрессу в этой области способствовало изучение биохимии и биоэнергетики окисления гликогена в мышцах школой О. Мейергофа (Нобелевская премия, 1922), Г. Эмбденом и Я. О. Парнасом (см. об этом также в главах 3 и 6).

Изучение природы и механизма действия ферментов аэробной и анаэробной диссимиляции углеводов О. Варбургом (Нобелевская премия, 1931) и Г. Эйлером привело в конце 30-х годов к построению схемы,

<sup>1</sup> За эту работу Э. Бухнеру была присуждена в 1907 г. Нобелевская премия.

<sup>2</sup> За расшифровку механизма брожения углеводов А. Гарден совместно с Г. Эйлером-Хелпином были удостоены в 1929 г. Нобелевской премии.

отражающей в основных чертах биохимию гликолиза. Она получила название схемы Эмбдена—Мейергофа—Парнаса. Ее окончательная детализация завершилась в 50-х годах.

Применение ферментных препаратов и радиоактивных изотопов позволило установить наличие у микроорганизмов и других механизмов разложения углеводов. Было выяснено, что реакции, характерные для схемы Эмбдена—Мейергофа—Парнаса, встречаются также и при других бро- дильных и окислительных процессах.

Одно из первых подтверждений достоверности этих положений дало детальное изучение механизма молочнокислого брожения. Для той формы брожения, которое сопровождается образованием только молочной кислоты, А. Клюйвер и Г. Донкер (1924) предложили термин «гомоферментативное брожение», противопоставив его «гетероферментативному брожению», завершающемуся образованием еще летучих кислот, этилового спирта и  $\text{CO}_2$ . Механизм микробного молочнокислого брожения по аналогии с мышечным гликолизом первоначально рассматривался как гликолиз типа Эмбдена — Мейергофа — Парнаса. Исследованиями М. Гиббса с сотрудниками (1950) было показано, что гомоферментативное брожение протекает по гликолитической схеме, а гетероферментативное — по гексозомонофосфатному пути.

Подробное изучение динамики гомо- и гетероферментативного молочнокислого брожения предприняли В. Н. Шапошников и его ученики. В 50-е годы они пришли к выводу, что при гомоферментативном брожении непосредственным предшественником молочной кислоты является не пировиноградная кислота, а глицериновый альдегид. Изучение с помощью энзимологических и изотопных методов брожений, вызываемых клостридиями и некоторыми бациллами, подтвердили наличие в их механизме элементов классического пути брожения (Ч. Веркман, 1937; О. Осборн, 1937; и др.).

Среди брожений, протекающих по гексозомонофосфатному пути, в частности по схеме Варбурга—Диккенса—Хоррекера, наиболее интенсивно изучались брожения, идущие с превращением пентозофосфата в гексозофосфат и с расщеплением пентоз на двух- и трехуглеродные соединения. Кроме того, изучение брожений, вызываемых *Pseudomonas*, позволило выявить еще одну разновидность брожений гексозомонофосфатного пути, протекающих по схеме Энтнера—Дудорова. Исследованиями К. Ван-Нилья (80-е годы XIX в.), С. Орла-Иенсена (1898) и особенно Г. Вуда и Ч. Веркмана (40-е годы XX в.) был выявлен химизм брожений, характеризующихся множественностью путей преобразования углеродной цепи и гетеротрофной ассимиляцией  $\text{CO}_2$ . Исследование окислительных брожений обнаружило наличие у микроорганизмов способности к циклическим механизмам окисления.

Изучению различных форм диссимилятивной активности микроорганизмов сопутствовало исследование их энергетического обмена. В результате выявления продуктов неполного окисления субстрата в 30—40-х годах была установлена связь между энергетическими и конструктивными процессами (Л. Стикленд, Д. Вудс, В. О. Таусон, А. Клюйвер, К. Ван-Ниль). Важным открытием в этом направлении было установление Ф. Липманом (Нобелевская премия, 1953) функции аденозинтрифосфата (АТФ), выступающего в качестве аккумулятора и переносчика биологической энергии (см. также главу 6).

Важные в теоретическом и практическом отношениях исследования динамики процессов брожения были проведены В. Н. Шапошниковым



ВЛАДИМИР  
НИКОЛАЕВИЧ  
ШАПОШНИКОВ  
(1884—1968)

(40—60-е годы), создавшим теорию физиологической флуоресценности брожений. Большой интерес представляет разработка Шапошниковым (1944) классификации процессов, вызываемых хемоорганотрофами, по принципу использования ими субстрата в энергетических и конструктивных целях. Подобные исследования сопровождались накоплением фактических данных о разнообразии ферментных комплексов микроорганизмов.

### Изучение фотосинтезирующих бактерий

Важным направлением в физиологии микробов в XX в. было изучение способности некоторых групп микроорганизмов к фотосинтезу — фотоли-  
тотрофии и фотоорганотрофии. Общебиологическое значение изучения фотосинтеза состояло в установлении биохимии и кинетики этого важнейшего биологического явления.

Начало обнаружению разнообразия физиологических особенностей фотосинтезирующих микроорганизмов было положено открытием в середине XIX в. зеленых бактерий, а несколько позднее — пурпурных. Г. Молиш (1907) выявил способность пурпурных бактерий расти на органических веществах в темноте и отсутствие выделения ими кислорода. А. Будар (1919) и В. Бевендамм (1924) высказали предположение, что фотосинтезирующие микроорганизмы способны как к фотосинтезу, так и к хемосинтезу. Исследования К. Ван-Нилы показали, что фотосинтезирующие микроорганизмы осуществляют фотосинтез в присутствии окисляемых субстратов — минеральных и органических — и без выделения кислорода. Он же составил уравнение бактериального фотосинтеза:



Исследованиями К. Ван-Ниля (1936), а позднее Х. Гаффрона, Дж. Фостера и Д. И. Сапожникова было показано, что специфичность бактериального фотосинтеза определяется именно природой доноров водорода (электрона). Органические соединения могут выполнять функции либо источника водорода (электрона), либо углерода, либо обе эти функции одновременно. Те же функции (иногда в присутствии сульфидов и тиосульфатов) могут нести кислоты цикла Кребса.

В ходе изучения пигментов фотосинтезирующих бактерий, начавшегося с открытия в 1952 г. Г. Шахманом, А. Парди и Р. Стениером хроматофоров, было установлено, что они являются мембранными структурами — ламеллами, которые за уплощенную форму были названы С. Менке (1962) тилакоидами. Среди них были дифференцированы ламеллы, стромы и ламеллы гран, в которых сконцентрированы бактериохлорофиллы. Таким образом, в 50—60-е годы стало известно, что фотосинтезирующий аппарат микроорганизмов представляет собой фосфолипидопротеиновую структуру и содержит пигменты и переносчики электронов, т. е. дыхательную цепь. Иными словами, система энергетического обмена дополнена у них системой фотосинтезирующих пигментов.

### Изучение азотфиксирующих бактерий

Видное место в развитии физиологии микроорганизмов заняли исследования азотфиксирующих микроорганизмов.

В 1901 г. М. Бейеринк и в 1903 г. Дж. Липман выделили три аэробных азотфиксатора — *Azotobacter chroococcum*, *A. agile* и *A. vinelandii*. Позднее азотфиксирующая способность была открыта более чем у 80 видов бактерий, у нескольких видов актиномицетов, спирохет, дрожжей и дрожжеподобных организмов, плесневых и микоризных грибов, а также более чем у 40 видов синезеленых водорослей.

Основную роль в открытии столь широкого распространения способности к азотфиксации и в установлении ее биохимии сыграло применение изотопа азота —  $^{15}\text{N}$ . Последовательная смена воззрений на химизм азотфиксации была следующей. Еще до открытия возбудителей азотфиксации А. Готье и Ш. Друэн (1888) предположили, что в процессе связывания азота молекулярный азот сначала окисляется в азотистую, а затем в азотную кислоту. В 1893 г. С. Н. Виноградский высказал мысль о том, что азот восстанавливается выделяющимся водородом с образованием аммиака. Открытие аэробного *A. chroococcum* было косвенным подтверждением возможности окислительного пути.

Более распространенной, однако, оказалась гипотеза о восстановительном характере процесса. При этом предполагалось либо непосредственное связывание азота с дикарбоновыми кислотами, превращающимися в аминокислоты (М. Герлах, Дж. Фогель, 1902; Дж. Липман, 1903); либо, согласно теории Г. Виланда (1922; Нобелевская премия, 1927), присоединение молекулой азота атома водорода с образованием диимида и гидразина; либо, согласно взглядам С. П. Костычева (1925—1931), фиксация молекулярного азота азотобактером происходит внеклеточно путем присоединения водорода к азоту при участии восстановительных ферментов; либо, наконец, по С. Н. Виноградскому (1930), молекулярный азот восстанавливается водородом до аммиака (гидрогенизация). Наряду с этим существовала гипотеза (Д. Блом, 1931), что промежуточным продуктом фиксации является гидроксилламин. Эта идея получила затем развитие в лаборатории А. Виртанена (40-е годы; Нобелевская премия,

1945), который полагал, что гидроксилламин, соединяясь с щавелевой кислотой, образует оксим, превращающийся затем в аспарагиновую кислоту. Эта гипотеза была проверена П. Вильсоном (1954) и не получила подтверждения.

В 1941 г. в исследованиях Р. Бёрриса и Ч. Миллера при изучении фиксации молекулярного азота впервые был использован тяжелый изотоп  $^{15}\text{N}$ . Эти ученые экспериментально показали, что первым устойчивым продуктом азотфиксации является аммиак. Этот же факт был установлен и на бесклеточных ферментных системах (Л. Мортенсон и др., 1962; Д. Карнахан и др., 1963; А. А. Имшенецкий и др., 1963; и др.). Однако механизм восстановления  $\text{N}_2$  до  $\text{NH}_3$  до сегодняшнего дня остается предметом исследований. В настоящее время известно, что участвующие в азотфиксации ферменты представляют собой систему белковых катализаторов, содержащих в своем составе молибден и железо. В клубеньковых бактериях имеется аналогичный фермент — легогلوبин, катализирующий перенос кислорода. Для активного функционирования этих ферментов необходим витамин  $\text{B}_{12}$  (В. Л. Кретович, В. А. Яковлев и др.).

Важный научный материал был получен также в результате исследований таких почвенно-микробиологических процессов, как денитрификация, нитрификация, окисление серы, разложение различных органических соединений и многих других процессов, представляющих собой различные формы получения энергии в мире микроорганизмов.

### **Современный этап в развитии микробиологии**

Для развития общей микробиологии в последние десятилетия характерна все более углубляющаяся дифференциация, приводящая к выделению новых самостоятельных направлений. Наряду с продолжающимся развитием экологического направления, связанного с изучением разнообразия мира микробов, принципов и методов их систематики, изучением морфологических, цитологических и цитохимических особенностей микробной клетки шло развитие физиологии микроорганизмов. Оно касалось не только изучения уже названных физиологических свойств микроорганизмов на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях, но и способности отдельных групп микроорганизмов синтезировать биологически активные вещества, белки и аминокислоты, а также подвергать молекулярной трансформации сложные органические соединения.

Следует отметить, что увлечение исследованиями биохимии микробиологических процессов привело к некоторому стиранию граней между биохимией, физиологией и общей микробиологией, к утрате последней ее научной специфики и конкретности в определении научных задач. Оно сопровождалось также некоторым отвлечением внимания ученых от выяснения специфики микроорганизмов как живых биологических объектов. Сложившаяся в общей микробиологии ситуация явилась предметом детального обсуждения на XI Международном микробиологическом конгрессе в Мексике (1970).

### **Практическое использование биосинтетической и трансформирующей деятельности микробов**

С начала второй половины XX в. изучение синтетической и трансформирующей деятельности микроорганизмов ведется в тесном контакте с их селекцией и широким практическим использованием.

Главными продуктами биосинтетической активности микроорганизмов являются белки, витамины, гиббереллины, полисахариды, аминокислоты, ферменты, энтомопатогенные препараты, кормовые антибиотики. Непременным условием успешного развития этого направления стало ведение селекционной работы — получение и использование высокоактивных штаммов продуцентов, обеспечивающих рентабельность производства. Развитие селекции опирается на теоретический фундамент генетики. За сравнительно короткий срок (примерно 20 лет) при помощи селекционно-генетических методов были созданы многие высокоактивные штаммы микробов, продуктивность которых была повышена в 10—200 раз по сравнению с исходными штаммами. Их использование явилось предпосылкой создания ряда отраслей микробиологической промышленности. Классическим объектом селекции стали актиномицеты и грибы.

Начало изучения и использования биосинтетической деятельности микроорганизмов связано с получением пенициллина, который в 1940 г. Г. Флори и Э. Чейн выделили из культуры плесневого гриба, впервые описанного А. Флемингом в 1929 г. (совместная Нобелевская премия, 1945). Этот продуцент был идентифицирован М. Тома как *Penicillium notatum*. Однако родоначальником всех высокоактивных штаммов продуцентов пенициллина, используемых в настоящее время, стал *P. chrysogenum*.

Существенными нововведениями в производстве пенициллина, значительно повысившими его выход, были: переход с поверхностного выращивания гриба на глубинное (этот новый тип промышленного культивирования приобрел большое значение не только для пенициллиновой, но и для всей микробиологической промышленности); перевод процесса биосинтеза с синтетических питательных сред на богатые питательными веществами среды; введение в ферментационную среду предшественника продукта биосинтеза — осколка пенициллиновой молекулы — фенилуксусной кислоты. Все эти факторы значительно усилили физиологическую активность продуцентов терапевтически наиболее ценного типа пенициллина — бензилпенициллина.

Культура актиномицета — продуцента стрептомицина была впервые выделена в 1914 г. А. Краинским, который подробно описал морфологические и физиологические особенности этого гриба, назвав его *Actinomyces griseus*. В 1916 г. З. Ваксман и Р. Куртис выделили другой актиномицет, сходный с предыдущим, отнеся его также к виду *Act. griseus*. После этого поиски новых продуцентов антибиотиков были возобновлены только в 1943 г., уже после открытия пенициллина и после того, как в 1940 г. З. Ваксман и Х. Вудраф обнаружили у двух видов актиномицетов способность образовывать антибиотические вещества. В 1944 г. Ваксман выделил еще две культуры, продуцирующие стрептомицин (Нобелевская премия, 1952).

В 40—50-е годы у микроорганизмов была открыта способность синтезировать и другие антибиотики: окситетрациклин (*Act. rimosus*, 1948), ауреомицин (биомицин; *Str. aureofaciens*, 1948), эритромицин (*Act. erythreus*, 1952), олеандомицин (*Act. antibioticus*, 1956), грамицидин (*Bac. brevis*) и т. д. По отношению ко всем продуцентам названных антибиотиков, а также таких антибиотиков, как ванкомицин, ристомицин, канамицин, гризеофульвин, альбомицин, целикомицин, для повышения активности продуцента были применены различные методы селекции.

Столь же успешно исследовалась способность микроорганизмов к синтезу аминокислот. Начало промышленного микробиологического синтеза

аминокислот относится к 60-м годам, когда в Японии в результате обработки УФ-лучами исходных штаммов *Micrococcus glutamicus*, выделенного из почвы (С. Киношита, 1956), были получены штаммы, обладавшие высокой биосинтетической активностью. Изучение механизма синтеза аминокислот, вопросов взаимозаменяемости и конкурентности природных аминокислот и их аналогов позволило значительно глубже проникнуть в содержание физиолого-биохимических процессов, протекающих в микробных клетках. Были установлены явления ретроингибирования, аллостерического торможения при образовании аминокислот, определены места блокирования отдельных этапов биосинтеза у биохимических мутантов, установлены взаимные связи и перекрещивания синтезов различных аминокислот, роль предшественников и т. д.

Изучение биосинтетических путей образования аминокислот микроорганизмами и их селекция интенсивно проводились в течение последнего десятилетия в лабораториях многих стран мира. Микробиологическим путем стали получать аланин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты, лизин, метионин, триптофан, лейцин, изолейцин и т. п. По данным С. Киношита (1959) и Н. А. Красильникова (1963), чаще всего в природе встречаются продуценты глутаминовой кислоты и аланина. Анализ путей синтеза аминокислот в клетках показал, что для микроорганизмов характерно восстановительное аминирование пировиноградной кислоты при использовании таких источников углерода, как глюкоза, кислоты цикла Кребса, глицерины, углеводороды; источником аминогруппы является глутаминовая кислота. Образование аланина связано с функционированием аланиндегидрогеназы, обладающей специфичностью по отношению к субстрату и по ответной реакции на воздействие стимулирующих и инактивирующих агентов.

Аспарагиновая кислота, играющая исключительно важную роль в процессах обмена, довольно часто, хотя и в небольших количествах, обнаруживается в культуральной жидкости многих микроорганизмов. Для аспарагиновой кислоты, так же как и для глутаминовой, валина и аланина, характерен синтез путем использования предшественников кетоаналогов и их последующего перевода в аминокислоты ферментными системами клеток. В Японии налажено промышленное производство аспарагиновой кислоты микробиологическим методом на основе превращения фумарата в аспарат *E. coli*. При изучении образования глутаминовой кислоты у *Pseudomonas ovalis* были обнаружены два самостоятельные пути ее синтеза — восстановительное аминирование  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоты и переаминирование.

Наиболее рациональным способом промышленного биосинтеза лизина оказалось использование мутантов с наследственными нарушениями в цепи превращений аспарагиновой кислоты — исходного продукта для биосинтеза многих аминокислот — лизина, метионина, треонина, изолейцина. В результате сочетания биохимических и генетических методов исследования были получены штаммы, синтезирующие 25—30 мг/мл лизина. Среди биохимических методов производства лизина наиболее широкое применение получил способ исключения из числа возможных его предшественников гомосерина и треонина, а также диаминопимелиновой (ДАП) кислоты — основного предшественника лизина, образующегося путем ее декарбоксилирования. Существенным также оказалось использование мутантов с пониженной требовательностью к аэрации.

Большое внимание уделялось изучению путей микробиологического синтеза кормового белка. В качестве субстрата для выращивания проду-



центов — главным образом дрожжей рода *Candida* — используются углеводороды и гидролизаты растительных отходов. Не менее интенсивно велись поиски возможности использования биосинтетической деятельности микробов для получения препаратов различных ферментов. Основными продуцентами ферментов являются грибы рода *Aspergillus*, а также некоторые бактерии и актиномицеты.

В небольшом количестве получают амилолитические и протеолитические ферменты и пектиназы. Достаточно хорошо изучены условия биосинтеза таких ферментов, как лактаза, целлюлаза и гемицеллюлаза, фибринолитические ферменты, глюкозооксидаза, нуклеодеполимеразы и др.

Активность ферментов повышают подбором штаммов и условий культивирования, а также методами селекции. Работы в этом направлении широко ведутся в СССР, Японии, США и других странах.

Интенсивное развитие получил также микробиологический синтез органических кислот — лимонной, итаконовой, щавелевой, глюконовой, — наиболее активными продуцентами которых являются аспергиллы; гиббереллинов, основным продуцентом которых служит культура *Fusarium moniliforme*; витаминов — витамина В<sub>2</sub> (рибофлавина), витамина В<sub>12</sub> и эргостерина. Выяснилось, что способностью к синтезу витамина В<sub>2</sub> обладают дрожжи рода *Candida*, а также некоторые грибы (*Ashbya gossypii*, *Asp. flavus* и *Asp. niger*) и актиномицеты (*Act. olivaceus*); продуцентами витамина В<sub>12</sub> являются пропионовокислые бактерии, *Act. olivaceus*, а также микробный комплекс метанового биоценоза, практическое использование которого было разработано в нашей стране (В. Н. Букин, В. Я. Быховский, Е. С. Панцхава и др.). Обработка названных продуцентов мутагенными факторами и последующий отбор дали возможность значительно увеличить синтез ими витамина В<sub>12</sub>.

За последние годы разностороннему изучению и широкому практическому использованию подверглась трансформирующая активность микроорганизмов. Способность некоторых групп микроорганизмов к тонкой трансформации химических соединений, затрагивающей только один-два атома, нашла применение в тех случаях, когда современная химическая технология еще бессильна. Теоретическую основу развития этого важного раздела физиологии микробов составили идеи В. Л. Омелянского, указывавшего на высокую точность и специфичность деятельности микроорганизмов. «Самые разнообразные реакции окисления и восстановления, гидратации и дегидратации, реакции разложения, полимеризации и атомных группировок, — писал Омелянский, — вызываются микроорганизмами с поразительной легкостью, приводя к глубоким изменениям подвергнутого их воздействию субстрата»<sup>1</sup>.

Микробиологическую трансформацию используют главным образом для получения из стероидного сырья растительного происхождения веществ, обладающих фармацевтическими или гормональными свойствами. Поиски в природе микроорганизмов — трансформаторов стероидной молекулы, способных осуществлять тончайшие реакции (гидроксилирования, дегидрогенизации, дезацетилирования, восстановления и т. п.), ведут по двум направлениям: обнаружение в природе таксономических групп, способных производить ту или иную трансформацию, и выделение методами селекции наиболее активных штаммов. Так были найдены штаммы некоторых грибов, способные осуществлять трансформацию с выходом корти-

<sup>1</sup> В. Л. Омелянский. Основы микробиологии. СПб., 1908, стр. 180.

зона и гидрокортизона, актиномицеты и микобактерии, применяющиеся для получения преднизона, преднизолона, диакобала, культуры грибов и микобактерий, селективно дезацетилирующие стероидные соединения.

Исследования трансформирующей активности микроорганизмов основывались на углубленном изучении их физиологии и интенсификации нужных ферментативных процессов. Были найдены также коррелятивные связи между морфологическими свойствами и химической активностью и установлена возможность подбором соответствующих условий (например, окислительно-восстановительных) и усилением нужной ферментативной активности микробов направлять процесс трансформации.

### Проблема управляемого культивирования

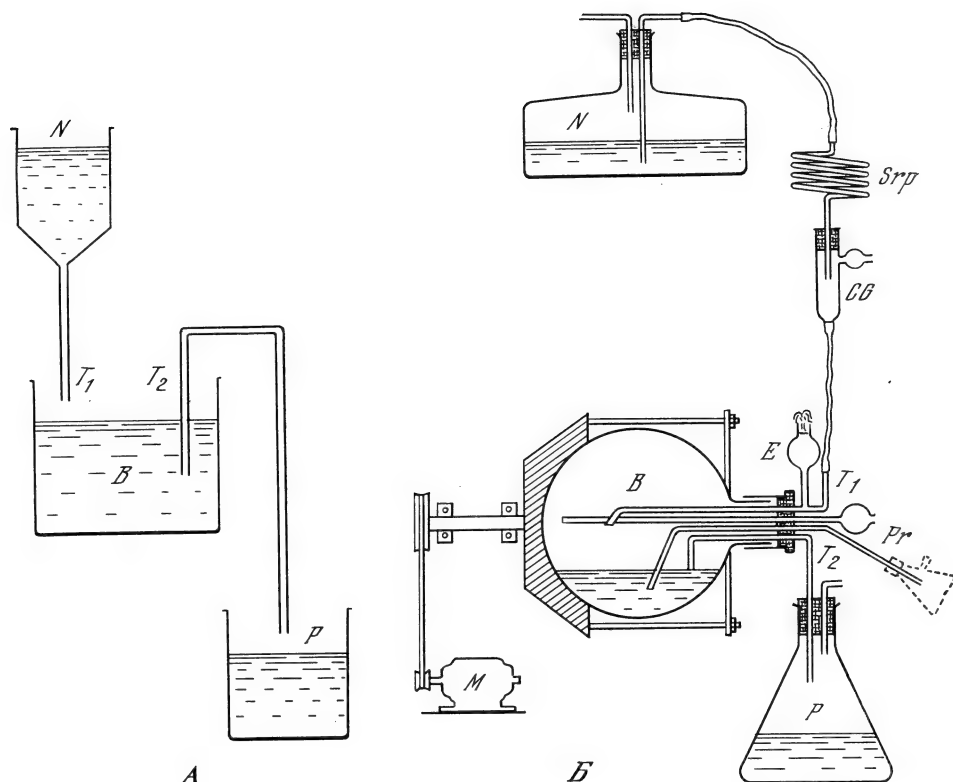
В последние десятилетия XX в. одной из интенсивно развивающихся проблем микробиологии стала проблема управляемого культивирования. Теоретической основой возникновения и развития этого направления явилось детальное изучение большого разнообразия физиологических потребностей микроорганизмов. Результаты физиологических исследований позволили с помощью соответствующих условий культивирования регулировать ход бродильных и ферментационных процессов, накапливать микробную массу с заданными свойствами, воздействовать на ход микробиологических процессов.

Разработка проблемы управляемого культивирования восходит к исследованиям более раннего периода (20-е годы), направленным на поиск методов изменения хода обмена веществ микроорганизмов с помощью разнообразных факторов внешней среды.

Впервые на принципиальную возможность управлять развитием культуры с помощью условий среды указал Г. Клебс (1905), которому удалось таким образом регулировать развитие грибов и водорослей. Существенное значение имели работы М. Кларка (30-е годы), а в СССР — исследования школы Е. Е. Успенского — С. И. Кузнецова (30—50-е годы), развивавшие представление о том, что одним из центральных звеньев превращения веществ являются реакции окисления-восстановления. Полученные ими данные легли в основу представлений об управлении обменом веществ микроорганизмов с помощью изменения различных окислительно-восстановительных условий среды (И. Л. Работнова). Важную роль сыграла также теория двухфазности бродильных процессов, разработанная В. Н. Шапошниковым в 50-е годы.

В 50-е годы XX в. учеными разных стран была разработана теория роста и развития микробов (М. Стефенсон, И. Гунсалус, Н. Д. Иерусалимский, Ж. Моно, В. Шеффер, Р. Финн и др.). Было, в частности, показано, что процесс роста культуры — изменение ее биомассы и численности клеток — сопровождается изменениями структуры клеток, их химического состава и физиологической активности и соответствует физиологическому возрасту культуры. Поэтому регуляция физиологического состояния культуры сводится по существу к регуляции скорости ее роста, осуществляющегося под контролем внутриклеточных механизмов, реагирующих на изменение среды.

В свете этих фактов были разработаны теоретические основы управления ростом микробов, опирающиеся на принцип минимума («узкого места»), т. е. использование функции лимитирующего вещества (Ж. Моно, А. Новик, Л. Спилард и др.), а также на регулирование величины продукции и накопления продуктов жизнедеятельности. Полученные дан-



Турбидостат Моно (Б) и схема проточной установки (А) по Моно (1950)

ные позволили найти практические методы управляемого культивирования микробов, в том числе метод непрерывного, или проточного, культивирования, теоретическое обоснование которого было дано Ж. Моно в 1950 г.

Метод состоит в подаче в культиватор с постоянной скоростью питательной среды и непрерывном выводе с такой же скоростью культуральной среды с бактериями. Точный контроль за непрерывным культивированием микробов осуществляется в аппаратах типа турбидостата, обеспечивающего контроль за плотностью биомассы микроба, либо типа хемостата, позволяющего контролировать скорость увеличения концентрации лимитирующего фактора.

Значительное повышение точности физиологических исследований за счет обеспечения постоянства условий среды и состояния культуры определило широкое использование метода непрерывного культивирования в последние годы.

### Основные этапы развития генетики микроорганизмов

В 40—50-е годы XX в. из общей микробиологии выделилось самостоятельное направление — генетика микроорганизмов — с наиболее важным разделом — генетикой бактерий. Основой исключительно быстрого развития этой области исследований послужили доказательства мутационной



ГЕОРГИЙ АДАМОВИЧ  
НАДСОН  
(1867—1940)

природы изменчивости микроорганизмов, обнаружение у них различных форм генетической рекомбинации и роли ДНК в их наследственных свойствах, достоинства микроорганизмов как объектов генетических исследований. Генетика микроорганизмов приобрела особое значение в связи с решением кардинальных проблем молекулярной биологии. Исследования структуры ДНК, ее роли в процессах биосинтеза белка и регуляции внутриклеточных обменных процессов, разработка проблем направленной изменчивости и специфичности мутагенеза ведутся в основном на микроорганизмах.

До оформления генетики микроорганизмов в самостоятельную отрасль знания генетики и микробиологи работали разобщенно. Микробиологи были далеки от генетического истолкования наблюдавшихся ими фактов изменчивости и наследственности микробов, а генетики либо вообще не интересовались бактериологией, либо скептически относились к возможности применения генетических принципов к таким примитивно организованным формам жизни, какими им представлялись бактерии.

Первый этап в развитии генетики бактерий составили исследования, экспериментально доказывающие сходство природы и механизмов передачи потомству наследственных признаков у бактерий и высших организмов.

До выделения генетики бактерий в самостоятельную дисциплину существовало несколько точек зрения на популяционную изменчивость бактерий. Согласно одной из них, все изменения, вызванные внешней средой, являются непосредственно адаптивными. Это воззрение основывалось на представлении о наличии у бактерий повышенной врожденной пластичности, позволяющей им адекватно реагировать на разнообразные условия внешней среды. Длительному сохранению в микробиологии этого

взгляда способствовал тот факт, что работа с бактериями велась, как правило, на больших популяциях, быстро размножающихся бесполым путем, что затрудняло контроль за изменчивостью отдельных особей. Вследствие этого изменения наследуемых признаков в единичных клетках оставались не обнаруженными до тех пор, пока такие измененные клетки не размножались в достаточно большом количестве, чтобы образовать целую популяцию.

Согласно другой точке зрения, изменчивость бактерий является результатом длительных модификаций, не затрагивающих наследственной основы организма и проявляющихся в течение многих поколений после того, как вызвавший их фактор перестал действовать. Третья точка зрения сводилась к признанию полицикличности в развитии бактерий, проявлением которой служат изменения их признаков. Эти взгляды означали реставрацию идеи полиморфизма, утверждавшей наличие в мире микробов безграничной изменчивости.

Лишь немногие микробиологи склонялись в четвертой точке зрения, согласно которой причиной изменчивости бактерий могут быть спонтанные изменения (мутации) в одной или нескольких клетках, подвергающиеся отбору. Зачатки подобных представлений содержались, например, в работах М. Нейсера (1906) и Р. Массини (1907), описавших факт внезапного наследственного приобретения культурой *Escherichia coli* свойства активно сбраживать лактозу. Низкая частота и стабильность этого нового признака позволили авторам получить новый штамм и отнести это явление к категории мутаций, полученных Г. де Фризом. Этим же термином воспользовался и М. Бейеринк при объяснении причин происхождения «дочерних» узелков на поверхности бактериальной колонии. В 1912 г. К. Добелл определил мутации у бактерий как стойкие, иногда незначительные изменения, передающиеся по наследству.

В период с 1910 по 1940 г. были описаны различные виды наследственной изменчивости. В 1921 г. французский микробиолог П. де Крюи описал изменение ряда свойств у одной из патогенных бактерий, возникающее, по его мнению, в результате расщепления признаков под влиянием неблагоприятных условий среды. Этот вид изменчивости он назвал диссоциацией. В 1925 г. в Советском Союзе Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов впервые получили мутационные (по их терминологии, сальтационные) стойкие изменения признаков у дрожжевых и плесневых грибов, подвергнув их облучению рентгеновыми лучами. Это был первый случай индуцированной мутации, вызванной физическим мутагенным фактором. Первые данные о характере мутаций позволили провести параллель между природой изменчивости у бактерий и высших организмов. Это стало возможным также после того, как были разработаны методы, которые дали возможность отличать изменения отдельной клетки от изменчивости целой популяции.

Причины различий в объяснении фактов изменчивости у микробов носили преимущественно методологический характер. Из-за отсутствия единой методики эксперимента данные разных авторов оставались несопоставимыми. Трудности в разграничении фенотипа и генотипа приводили зачастую к отрицанию различий между адаптацией и мутацией. Случаи морфологической изменчивости, требующие длительного наблюдения, нередко объясняли наличием сложных циклов развития. Длительное время отсутствовали и единые методы генетического анализа, в частности, принцип отбора мутантов.

Значительное упорядочение представлений о природе изменчивости у микробов было связано с разработкой методов генетического анализа у высших организмов и утверждением представлений о сходстве механизмов изменчивости и наследственности у всех живых организмов.

### Генетика бактерий

В генетике бактерий ситуация сложилась таким образом, что, несмотря на достаточное знакомство ученых с явлением спонтанной ненаправленной изменчивости у бактерий, прошло немало времени, прежде чем теория мутаций получила признание. До 40-х годов исследованию подвергалась мутабельность различных признаков бактерий. Преимущественным методом было наблюдение фактов изменчивости и их статистическая обработка. Среди признаков, которые использовались для изучения закономерностей изменчивости, учитывались главным образом антигенность, вирулентность и морфологические особенности. С начала 40-х годов, после признания за мутационной изменчивостью ведущей роли в изменчивости бактерий, характер спонтанных и индуцированных мутаций стали изучать при исследовании таких признаков, как устойчивость к ингибиторам (особенно к антибиотикам), к фагу, потребность в дополнительных факторах роста или дефектность синтеза отдельных ферментов, изменение морфологии клеток или колоний, вирулентные и антигенные свойства. Общему признанию ведущей роли мутационной изменчивости у бактерий способствовала разработка ряда селективных методов ее выявления. Одним из них был метод «флуктуационного теста», разработанный в 1943 г. С. Луриа и М. Дельбрюком<sup>1</sup>. Метод основывался на учете возникновения фагоустойчивых клонов в популяции чувствительного к фагу штамма *Escherichia coli*. Его использование положило начало современной генетике бактерий.

Еще более простое доказательство значения мутационной изменчивости дал «метод перераспределения» клеток, разработанный Х. Ньюкомбом (1949). Он основан на анализе роли фага при орошении фагофильтратом посевов фагочувствительных бактерий и на учете появления большего по сравнению с контролем числа устойчивых к фагу клеток за счет возникновения мутантных фагоустойчивых клеток.

Веское доказательство существования «преадаптивной» изменчивости было получено методом «отпечатков» бактерий (выросших на чашках-репликах), созданным Дж. Ледербергом<sup>2</sup> и Э. Ледерберг в 1952 г. Этот метод позволил выявлять спонтанные мутации без обработки фагом или антибиотиками, т. е. в отсутствие специфических условий внешней среды. Еще более наглядно спонтанность возникновения мутантов была продемонстрирована с помощью метода непрямого отбора, разработанного в 1955 г. Л. Кавалли-Сфорца и Дж. Ледербергом. В его основе лежит процесс разведения и обогащения исходной популяции, дающий практически чистую культуру. Данные, полученные с помощью указанных методов, убедили большинство исследователей в том, что основная доля бактериальных мутантов возникает за счет спонтанных и ненаправленных мутаций, частота которых сравнительно низка.

<sup>1</sup> За работы по генетике бактерий и вирусов С. Луриа и М. Дельбрюку совместно с А. Херши была присуждена в 1969 г. Нобелевская премия.

<sup>2</sup> За открытие зависимости синтеза ферментов от генетических факторов Дж. Ледерберг совместно с Дж. Бидлом и Э. Тейтумом были удостоены в 1958 г. Нобелевской премии.

Важным событием в изучении природы мутаций было открытие биохимических (ауксотрофных) мутантов, т. е. микробов, потерявших в результате мутации способность самостоятельно синтезировать те или иные метаболиты и потому нуждающихся во включении этих метаболитов в питательную среду. Ауксотрофные мутанты были впервые обнаружены Дж. Бидлом и Э. Тейтумом в 1941 г. у плесневого грибка *Neurospora crassa* при облучении культуры ультрафиолетовыми лучами. Вслед за тем Дж. Ледерберг и Э. Тейтум (1946) обнаружили у отдельных мутантных клеток *Escherichia coli* утрату способности синтезировать некоторые аминокислоты и витамины.

Теория Бидла и Тейтума, выраженная формулой «один ген — один фермент», обобщила данные изучения механизмов, контролирующих образование ферментов, с помощью ауксотрофных мутантов. Впоследствии она была уточнена и в настоящее время формулируется как «один ген — одна макромолекула» (РНК или «полипептид»). Важность этих исследований определилась тем, что впервые была установлена связь между отдельным геном и конкретной химической реакцией, происходящей в клетке. Ауксотрофные мутанты стали успешно применяться и при разработке биологических методов определения различных аминокислот, витаминов, азотистых оснований. Как показали исследования Ф. Райяна и Л. Шнейдера в конце 40-х годов, признак потребности в факторах роста может служить маркером как при исследовании динамики популяций, так и при анализе проблемы передачи генетического материала. Исследования с применением ауксотрофов положили начало биохимической генетике.

Восстановление биосинтетической активности у ауксотрофов (или реверсия к прототрофности) было впервые описано Ф. Райяном и Дж. Ледербергом в 1948 г. у *Neurospora crassa*. Это явление рассматривалось как результат либо реверсной мутации в том же локусе, либо мутации в другом локусе хромосомы, сцепленном с локусом, затронутым прямой мутацией (супрессорная мутация). Последующее изучение явления обратного мутирования у биохимических мутантов позволило уточнить механизмы этого процесса. Было показано, что ревертирование обязано не истинным обратным мутациям, а главным образом супрессорным мутациям, возникающим в другом месте генома и приводящим к восстановлению дикого фенотипа. Важный материал был получен также при изучении генетических факторов, регулирующих обмен углеводов, а в связи с этим и механизмов, контролирующих образование ферментов, а также мутирование морфологических признаков клеток, антигенных и вирулентных свойств. Данные по изучению этих мутантов в значительной мере взаимосвязаны (П. де Крюи, 1921; А. Александрины, 1931; В. Браун, 40-е годы).

Для раскрытия молекулярной сущности мутагенеза как главного механизма изменения наследственной информации решающее значение имела расшифровка в 1953 г. структуры молекулы ДНК Дж. Уотсоном и Ф. Криком (Нобелевская премия, 1962) (см. главу 23). Это фундаментальное открытие заложило основу изучения механизмов передачи наследственной информации у бактерий с помощью методов молекулярной биологии. Речь идет об исследовании трансформации, трансдукции, конъюгации и лизогенной конверсии.



## Изучение трансформации, трансдукции, конъюгации и лизогенной конверсии

В настоящее время трансформацией называют процесс переноса информации с помощью ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту и замещения в последней в результате рекомбинации специфической последовательности нуклеотидов генома. Термин «трансформация» появился в 1928—1934 гг., когда было обнаружено, что некоторые штаммы бактерий, выращенные в присутствии убитых клеток или в культуральных фильтратах и экстрактах из других родственных штаммов, могли приобретать некоторые свойства этих штаммов. Открытие трансформации связано с исследованиями Ф. Гриффита, сообщившего в 1928 г., что при введении мышам смеси живых бескапсульных невирулентных пневмококков (типа II) и убитых нагреванием капсульных вирулентных пневмококков (типа I) они погибали. Из крови мышей были выделены живые капсульные вирулентные пневмококки (тип I), появившиеся в результате превращения невирулентных пневмококков в вирулентные. Это же явление при выращивании клеток R-типа (бескапсульные шероховатые колонии) в бульоне с антисывороткой против этого типа и убитыми нагреванием клетками было воспроизведено *in vitro* М. Даусоном и Р. Сиа (1931), а вслед за ними Д. Алловеем (1932), но уже не с живыми микробами, а с бесклеточными экстрактами из бактерий, имеющих S-тип (капсульные, слизистые) колонии. Сущность этого явления была выяснена в 1944 г. О. Эвери, К. Мак-Леодом и М. Мак-Карти, установившими, что трансформирующим агентом является высокомолекулярная ДНК (см. главу 23).

Дальнейшее изучение трансформации проводилось при учете в качестве маркеров различных признаков: капсулообразования (для пневмококков), устойчивости к антибиотикам, потребности в факторах роста (Х. Раппапорт, 1959; Л. Толмач, Р. Херриотт, 1962; и др.). Исследования с использованием последних двух маркеров дали возможность детально разработать проблемы множественной трансформации и «сцепления» различных генов. Важное место среди этих исследований заняли работы японских ученых Х. Йошикавы и Н. Сеока, которые в 1963 г. разработали метод картирования сцепленных генов у *Bacillus subtilis*.

Изучение динамики процесса трансформации показало, что частота появления трансформантов зависит от физиологического состояния реципиентных клеток. Наибольшая чувствительность (компетентность) клеток к трансформирующему агенту появляется в конце логарифмической и начале стационарной фаз, а затем снижается. Исследованиями М. Фокса и Р. Хочкисса (1957) на пневмококках была выявлена зависимость степени компетентности клеток реципиента к ДНК донора от синтеза белка. Было показано также, что число трансформированных клеток увеличивается до определенного максимума при повышении концентрации введенной ДНК, а также зависит от температуры культивирования клеток, pH среды, аэрации, наличия некоторых катионов. Исследования с меченым фосфором  $^{32}\text{P}$  в молекуле ДНК позволили Л. Лерману и Л. Толмач (1957) сделать вывод о том, что обязательным условием проникновения в клетку ДНК является ее высокая полимерность и сохранение двухтяж-ной структуры.

Важным моментом в изучении трансформации у бактерий было также выяснение вопроса о том, каким образом происходит включение генетического маркера, несущего определенный признак, в геном бактериаль-

ной клетки и когда начинаются его репликация и проявление. Избрав в качестве такого маркера устойчивость к стрептомицину, Г. Эфрусси-Тейлор и Р. Летарже (1955) показали, что начало репликации этого маркера зависит от момента высева трансформируемой культуры на селективную стрептомициновую среду. Извлечением ДНК из реципиентных клеток в различные сроки после включения трансформирующей ДНК эти исследователи устанавливали время включения генетического маркера в геном реципиентной клетки, т. е. определяли время рекомбинации между фрагментами ДНК-донора и ДНК-реципиента. По данным Хочкисса (1956) и Эфрусси-Тейлора (1960), скорость необходимой для этих процессов интеграции экзогенной ДНК зависит от нескольких факторов — величины фрагментов ДНК, природы нуклеотидов, расположенных вблизи от изучаемого маркера, и т. п.

В период интенсивного развития генетики бактерий внимание ученых привлекли вирусы бактерий — бактериофаги. Знакомство с природой бактериофагов выявило огромную перспективность изучения роли этих агентов в передаче генетических признаков для решения общих проблем генетики. В результате уже к 50-м годам генетика бактериофага по темпам развития опередила генетику бактерий (см. главу 25).

Начало изучения роли бактериофага в осуществлении бактериальных рекомбинаций связано с исследованиями Ж. Борде и М. Чуке, открывших в 1921 г. явление лизогении (см. главу 25). Данное ими определение лизогении как наследственной способности бактерий спонтанно продуцировать бактериофаг при отсутствии экзогенного заражения сохранилось и по сегодняшний день. На основе исследований Ф. Бернета, М. Дельбрюка и особенно А. Львова (Нобелевская премия, 1965), проливших свет на истинную природу явления лизогении, стало возможным открытие Дж. Ледербергом и Н. Циндером (1952) нового способа переноса генетической информации с помощью бактериофага, названного ими трансдукцией. Авторы обнаружили это явление при культивировании двух мутантных ауксотрофных штаммов *Salmonella typhimurium* в U-образной трубке, разделенной ультратонким пористым стеклянным фильтром. После инкубации фаг, содержащийся в одном из штаммов (22А) — триптофанзависимый, проникал в другой штамм (2А) — гистидинзависимый и переносил наследственное свойство — способность к росту в отсутствие триптофана.

Развивая далее сделанное открытие, Циндер показал, что в основе трансдукции лежит включение фрагментов лизированной фагом бактериальной клетки в фаговую корпускулу. Молекулярная основа этого процесса состоит в передаче чувствительной бактериальной клетке с ДНК фага фрагмента ДНК лизированной бактерии, который интегрируется с участком бактериального генома. Наряду с этим видом трансдукции, названной П. Хартманом (1957) общей неспецифической трансдукцией, была идентифицирована и так называемая ограниченная специфическая трансдукция. Этот тип трансдукции, как показали М. Морзе и Дж. и Е. Ледерберги (1955—1956) на фаге лямбда ( $\lambda$ ) лизогенного штамма *E. coli* K-12, осуществляется при помощи фагов, ДНК которых соединяется лишь с одним определенным участком бактериального генома.

Как выяснили Ф. Кауфман (1953), М. Демерец и П. Хартман (1959), Е. Энглесберг и Л. Барон (1959), в процессе общей трансдукции с помощью фага *Salmonella typhimurium* P22 можно трансдуцировать любой ген из многих единичных или сцепленных друг с другом генов, определяющих, например, питательные потребности, серологические и фер-

ментативные признаки, устойчивость к антибиотикам, вирулентность, наличие жгутиков и т. д. При ограниченной трансдукции трансдуктанты обычно нестабильны и могут выщеплять стабильное нелизогенное потомство. Они оказываются, таким образом, не рекомбинантными, а гетерогенными.

Дальнейшее изучение трансдукции позволило Б. Стокеру (1953), а затем Дж. Ледербергу (1956) описать так называемую абортивную трансдукцию, характеризующуюся тем, что перенесенный признак (фермент) при каждом клеточном делении наследует только одна из дочерних клеток. Как показали исследования с дефектными фагами (В. Арбер, Г. Колленбергер, 1958), при абортивной трансдукции фрагмент бактериальной ДНК, захваченный фагом, вводится в бактерию-реципиент и функционирует в ней, но не интегрируется и не реплицируется с бактериальным геномом. Использование всех трех форм трансдукции способствовало решению многих сложных генетических проблем.

Изучение третьего вида рекомбинаций у бактерий — конъюгации — началось с исследований Дж. Ледерберга и Э. Тейтума, которые в 1946 г. впервые получили положительные результаты при совместном культивировании мутантных ауксотрофных штаммов *E. coli*, не способных к росту на минимальной среде. Авторы выделили те клетки, которые в результате рекомбинации получили способность к росту на такой среде и проявляли признаки обоих родительских типов.

В 50-х годах Б. Хейс установил, что при бактериальном скрещивании наблюдается поляриность, причем один из партнеров каждой конъюгирующей пары является донором, или «самцом», а другой — реципиентом, или «самкой», т. е. партнеры, участвующие в конъюгации, гетероталличны. Им были выделены два половых типа —  $F^+$  (донорные, или мужские штаммы) и  $F^-$  (реципиентные, или женские штаммы). В 1956 г. Дж. Ледерберг представил прямые микроскопические доказательства образования конъюгационных пар в смешанных культурах рекомбинирующих штаммов.

До 1960 г. было принято считать, что конъюгация по своей природе аналогична половому процессу высших организмов и заключается в слиянии двух гаплоидных клеток с образованием полноценной диплоидной зиготы, которая в результате редукционного деления дает начало гаплоидным рекомбинантным клонам. Позднее в результате исследований Ф. Жакоба, Ж. Моно и их сотрудников — Е. Вольман и Б. Хейс было показано, что, несмотря на гомологичность конъюгации и полового процесса, первая отличается специфическими особенностями, главная из которых состоит в неполной передаче хромосомного материала, благодаря чему образуется частичная диплоидная зигота, или, по терминологии Жакоба и Вольман, мерозигота. Отсюда весь процесс был назван меромиксисом.

В 1963 г. С. Лурия дифференцировал три специальных генетических фактора, необходимых для установления клеточных контактов при конъюгации, которые он назвал «конъюгонами»:  $F$  — факторы фертильности,  $cf$  — факторы колициногенности — генетические структуры, которые передаются при клеточном контакте и являются ответственными за образование колицинов — антибиотиков полипептидной природы, образуемых некоторыми штаммами *E. coli*, и  $RTF$  — фактор передачи устойчивости к антибиотикам. При наличии в клетке-доноре любого из этих факторов может происходить конъюгация с родственной клеткой, не несущей такого фактора.

Дальнейшие исследования на молекулярном уровне показали, что по своей химической природе конъюгоны являются ДНКсодержащими элементами; они имеют, вероятно, кольцевую структуру, способны к самоудвоению и связаны с клеточной мембраной.

Приведенные представления о природе конъюгонов находятся в тесной связи с открытием в 1958 г. Жакобом и Вольман эписом — дополнительных внехромосомных генетических элементов, которые могут находиться как в автономном, так и в интегрированном с хромосомой состоянии. Ввиду накопления данных, свидетельствующих о том, что генетические элементы типа *F* и *c<sub>f</sub>*-конъюгонов отличаются от ДНКсодержащих структур («хромосом») лишь по величине и темпам репликации, Ф. Жакоб и С. Бреннер (1963) предложили для них общее название — репликоны. Как теперь известно, нехромосомные репликоны, или эписомы, служат передатчиками генетической информации при вирусной конверсии, сущностью которой является привнесение с помощью фага дополнительной информации, содержащейся в фаговой ДНК, которая в рекомбинации не участвует; изменения же некоторых наследственных признаков происходят за счет этих функционирующих битов информации. При этом изменения наблюдаются лишь до тех пор, пока фаговая ДНК, внесенная внутрь данной клетки, сосуществует с бактериальной.

Явление генетической рекомбинации у актиномицетов впервые описал в 1955 г. Г. Сермонти. Двумя годами позднее С. И. Алиханян и С. З. Миндлин сообщили об использовании биохимических мутантов *Actinomyces rimosus* для получения гибридных форм. Однако механизм осуществления рекомбинаций у актиномицетов оставался до самого последнего времени неясным. В настоящее время можно считать установленным, что механизм генетической рекомбинации у актиномицетов принципиально сходен с таковым у бактерий. В то же время актиномицеты с их сложной морфологической организацией стали ценным объектом генетики микроорганизмов. В результате генетических исследований было показано, что актиномицеты хорошо растут на простых синтетических средах и это обеспечивает получение у них разнообразных ауксотрофных линий; хорошо споруют, образуя в большинстве случаев легко отделяющиеся друг от друга гаплоидные споры; подобно бактериям, у них имеются специфические фаги (актинофаги) и известно явление лизогении. Актиномицеты служат продуцентами подавляющего большинства антибиотиков и классическими объектами в селекции промышленных микроорганизмов.

Методы генетического анализа рекомбинантов у актиномицетов были разработаны Дж. Хопвудом и Г. Сермонти (1962). Один из них основан на анализе гаплоидных рекомбинантов, другой — на анализе в гетероклонах (гетерогенные колонии, которые вырастают не из гаплоидных спор, как обычные гаплоидные рекомбинанты, а из диплоидных или частично диплоидных, в связи с чем они не прорастают на селективных для гаплоидных рекомбинантов средах). Образование гетероклонов, т. е. потомства мерозигот, несущих помимо генома одного из родителей часть генома другого родителя, свидетельствует о сходстве генетической рекомбинации бактерий и актиномицетов. Принципиальной особенностью анализа в гетероклонах оказалась возможность определения величины сцепления между генетическими локусами в абсолютных единицах. Согласно гипотезе, выдвинутой этими учеными, для гетероклонов характерна неполная диплоидность ядра: они происходят из неполных гетерозигот, в которых отсутствует один или два конечных сегмента хромосомы

в каждой группе сцепления. Исследования Хопвуда на *Str. coelicolor* (1965) послужили доводом в пользу представления не о линейных группах сцепления локусов, а о единой кольцевой группе, в результате чего жизнеспособные рекомбинанты возникают только благодаря четному числу перекрестов. Эта же особенность сцепления свидетельствует о сходстве организации генетического материала у бактерий и актиномицетов. В то же время отсутствие четких результатов по передаче и наследованию фактора фертильности (фактора *F*), а также отсутствие штаммов Hfr не позволяет еще полностью гомологизировать системы половой поллярности у бактерий и актиномицетов.

Впервые о возможности генетической трансдукции у актиномицетов сообщили в 1959 г. С. И. Алиханян и Т. С. Ильина, которые в 1960 г. описали трансдукцию с помощью актинофага, выделенного из штамма *Act. oivaceus*, нуждающегося в метионине, гистидине и цистине. В отличие от бактерий, трансдуктанты у актиномицетов имеют не один, а два типа. В свою очередь рекомбинация у актинофагов, проявляющаяся в основном в изменении их литических свойств, так же как и у бактериофагов, была описана в 1969 г. С. И. Алиханяном и Н. Д. Ломовской.

Начало изучению рекомбинаций у несовершенных грибов было положено открытием в начале 50-х годов Г. Понтекорво у *Aspergillus nidulans* явления, названного парасексуальным процессом. Механизм этого процесса, как было показано, не отличается по существу от механизма рекомбинации при настоящем половом процессе. Х. Хансен (30-е годы), Г. Понтекорво (1946), Дж. Л. Джинкс (1952), Дж. А. Ропер (1952) и другие установили, что парасексуальный цикл у грибов состоит из трех последовательных этапов: образования гетерокарионов — форм, совмещающих ядра двух разных типов; возникновения в мицелии гетерокариона гетерозиготных диплоидных ядер в результате слияния двух ядер разных типов; образования рекомбинантных форм благодаря митотическому расщеплению. В настоящее время известно, что парасексуальный процесс довольно широко распространен среди грибов. Механизм его может отличаться у различных видов; он может быть использован как при генетическом анализе, так и при селекции видов, представляющих практический интерес.

## Глава 8. ЭКОЛОГИЯ И БИОЦЕНОЛОГИЯ

### ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

В XX в. экология достигла своего расцвета: расширились ее объем и проблематика; определились теоретические и методологические основы; произошла дифференциация на отдельные ветви, а затем их интеграция; усовершенствовались приемы исследований; принципы и методы экологии широко внедрились в смежные науки, и на стыке с ними возникли новые комплексные дисциплины; укрепились связи со многими отраслями практики. О приобретении экологией самостоятельного значения свидетельствует возникновение экологических обществ и журналов, а также созыв Первого международного экологического конгресса (1974).

Большинство зоологов склонны рассматривать экологию как науку, исследующую взаимодействие со средой и друг с другом не только отдельных видов и их популяций, но и биотических сообществ. Ботаники же считают предметом экологии только влияние факторов среды на отдельные виды растений, а вопросы, касающиеся растительных сообществ и взаимодействия их компонентов, относят к области фитоценологии, которая составляет самостоятельную научную дисциплину.

Зоологи исходят из факта существования единых биоценозов, которые объединяют видовые популяции всех организмов, населяющих данную территорию, т. е. животных, микробов и растений, тогда как ботаники ограничиваются исследованием фитоценозов, часто вовсе не учитывая глубокого воздействия на растительность животных.

#### Состояние экологии животных в начале XX века

Уже начало столетия ознаменовалось интенсивным, хотя и неравномерным ростом исследований по экологии животных. Особенно плодотворно они развивались в США, Англии, отчасти в Германии и России. Внимание к экологии стимулировалось не только ее теоретическим значением, но и успехами в решении насущных задач рыбного и охотничьего хозяйства, защиты урожая от вредителей, борьбы с переносчиками болезней, охраны живой природы и т. д.

В рассматриваемый период экологи продолжали уделять наибольшее внимание изучению образа жизни отдельных видов, главным образом промысловых и вредных животных. Эти исследования приобретали все более точный, количественный характер, чему в зарубежных странах содействовало создание первых методических работ, как, например, пособий Ф. Чепмэна (1900) и Г. Неймайера (1906). Тогда же Ф. Далем (1903) и С. Форбсом (1908) были сделаны попытки разработать методику количественного учета животных.

Изучение образа жизни животных способствовало познанию их аутоэкологии (взаимоотношений отдельных видов со средой обитания). Одновременно все большее развитие получало исследование взаимоотношений с окружающей средой целых комплексов видов (синэкология), входящих



ЧАРЛЗ ХРИСТОФОР  
ЭДАМС  
(1873—1931)

в биотические сообщества (биоценозы). С. Форбс (1907), подчеркивая исключительную важность количественных характеристик, предложил формулу «коэффициента ассоциаций», выражавшую частоту совместной встречаемости видов.

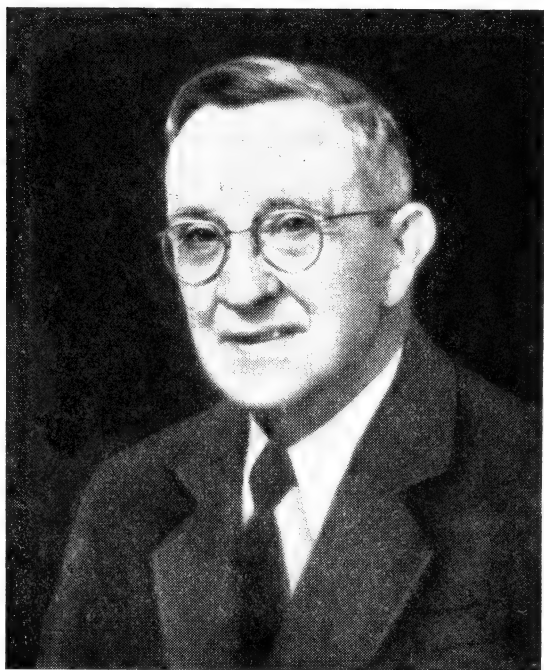
Первоначально внимание американских экологов привлекало распределение животных по стадиям, что позволяло раскрыть их зависимость от растительных сообществ и установить наличие определенных группировок. Под влиянием идеи геоботаника Г. Каульса (1849) о сукцессиях (сменах) растительного покрова В. Шелфорд (1907) изучил стациальное распределение жуков-скакунов в связи с сукцессионными сменами растительных ассоциаций. Ч. Эдамс (1909) проследил данный процесс не только в пространстве, но и во времени, придав тем самым синэкологическому исследованию динамический характер. Изучение сукцессий едва ли не доминировало в те годы в работах американских экологов. Развитию сукцессионной тематики способствовало совершенствование методики, в частности разработка метода квадратов для регулярного количественного учета растений и животных в разные сезоны года.

Во втором десятилетии XX в. были созданы первые экологические сводки, начиная с «Экологии животных» немецкого зоолога Р. Гессе (1912). Глубокое воздействие на прогресс экологии в США и Западной Европе оказала капитальная работа В. Шелфорда «Животные сообщества умеренной Америки» (1913), в которой была раскрыта роль физической и биотической среды, показана необходимость количественного учета животных, описаны методы полевой экологии. Общую сводку «Руководство по изучению экологии животных» опубликовал в том же году Ч. Эдамс.

В дореволюционной России подобного рода сводок и пособий не публиковалось. В этот период развивались главным образом прикладные



**ВИКТОР ШЕЛФОРД**  
(1877—1968)



направления экологии. Н. А. Холодовский создал научную школу энтомологов, энергично изучавших вредителей леса. И. Я. Шевырев в 1907 г. организовал при Лесном департаменте энтомологическую лабораторию и придал лесной энтомологии «хозяйственно-биологическое направление». Изучение экологии и разработку мер борьбы с вредителями сельского хозяйства возглавляло Бюро по энтомологии Департамента земледелия (А. Н. Порчинский и др.). Н. А. Димо (1904, 1907) занимался насекомыми и другими беспозвоночными, обитающими в почве. Важную роль в изучении вредителей сельского хозяйства сыграли энтомологические станции, созданные в Киеве (1904) и Ташкенте (1911).

Успешно работала группа специалистов по охотоведению и промысловой зоологии, созданная А. А. Силантьевым при Департаменте земледелия. Она осуществила важные экспедиционные исследования в Забайкалье, на Саянах и Камчатке, разработала проекты организации заповедников для охраны соболя. Один из них — Баргузинский — существует и поныне. Известный охотовед Н. В. Туркин произвел интересный анализ статистических данных о продаже пушнины, позволивший впервые установить некоторые особенности динамики численности пушных зверей на протяжении многих лет. К. Н. Россиков (1914), рассматривая статистические данные о массовых размножениях мышевидных грызунов, высказал предположение, что «мышинные напасти» в России и Западной Европе повторяются регулярно — примерно раз в десять лет.

Уже на этом этапе развития полевые аутоэкологические исследования сочетались с лабораторными экспериментами. Среди последних выделяются исследования П. И. Бахметьева (1901, 1907) по влиянию света и температуры на различных фазах развития насекомых. Изучая анабиоз, Бахметьев установил крайние температурные пределы жизни различных

видов насекомых. Эксперимент стали применять и в изучении экологических аспектов поведения животных.

В начале столетия в России значительно продвинулись вперед гидробиологические исследования, приняв при этом выраженный экологический характер. В ряде отношений гидробиологические работы опережали изучение экологии наземных животных. Они внесли много нового в развитие теории экологии и тем способствовали росту этой науки в целом (см. главу 9).

Свидетельством существенного укрепления научного веса экологии может служить возникновение палеоэкологии. Исходными идеями для нее явились теоретические воззрения В. О. Ковалевского. Руководствуясь ими, зарубежные и русские палеонтологи изучали образ и условия жизни вымерших животных. Л. Долло (1909) называл подобные исследования «этологической палеонтологией», О. Абель (1912) — «палеобиологией». Однако правильное всего именовать их палеоэкологией.

### Развитие экологии животных в 20—40-х годах

Успехи экологии животных, достигнутые в начале столетия, обеспечили ее дальнейший интенсивный рост. Важным его этапом явился выход в свет в 1927 г. классической книги Ч. Элтона «Экология животных». Она осветила широкий круг теоретических и методических вопросов, главным образом в области синэкологии. В сущности именно от Элтона берет начало современная биоценология и отчасти популяционная экология.

Немаловажную роль сыграли также известные сводки Р. Гессе (1924), В. Шелфорда (1929), К. Фридерикса (1930). Они позволяют судить о необычайно интенсивном прогрессе всех основных разделов экологии, особенно в США и Великобритании. Итоговое значение приобрела капитальная сводка американских зоологов У. Олли, А. Эмерсона, О. Парка, Т. Парка и К. Шмидта «Принципы экологии животных» (1949), в которой были суммированы достижения экологии в первой половине XX в. По широте охвата проблематики данное руководство не имело себе равных. В частности, оно содержит подробный очерк истории экологии. Во многих отношениях эта сводка сохранила свое значение до настоящего времени.

Экология животных еще более интенсивно, чем на Западе, развивалась в Советском Союзе. После Великой Октябрьской социалистической революции, с переходом к мирному строительству, в нашей стране возникло много сложных хозяйственных задач, решение которых требовало экологического обоснования, что вызвало бурный рост экологии и ее глубокую внутреннюю перестройку. Об этом процессе рассказывают Д. Н. Кашкаров и Е. П. Коровин в брошюре «Экология на службе социалистического строительства» (1933).

Д. Н. Кашкаров, сперва работавший в Среднеазиатском, а затем в Ленинградском университете, сыграл выдающуюся роль в становлении отечественной экологии животных, в пропаганде экологических идей и воспитании экологических кадров. На книгах Кашкарова «Среда и сообщество» (1933), «Основы экологии животных» (1938, 1945) и других выросли многие советские экологи, ныне принадлежащие к старшему поколению зоологов.

Первоначально основные усилия советских экологов были направлены на эколого-фаунистическое изучение главным образом отдаленных районов

Средней Азии, Восточной Сибири, Якутии, Дальнего Востока. Наряду с этим, в широких масштабах изучалась экология отдельных видов животных, особенно из числа имеющих хозяйственное или эпидемиологическое значение. Аутоэкологические работы принесли наиболее ощутимые результаты, когда зоологи перешли от экспедиционных исследований к многолетним стационарным, в частности в заповедниках и на противоэпидемических станциях.

Среди различных сторон образа жизни животных особое внимание экологов привлекало распределение по станциям, питание, размножение, динамика численности, сезонные явления. Работы А. Н. Формозова, А. А. Насимовича, В. П. Теплова и других зоологов раскрыли огромное значение снежного покрова в жизни животных. Выдающуюся роль сыграла в этом отношении монография А. Н. Формозова «Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР» (1946). Год от года накапливались данные по экологии охотничьих зверей и птиц, разнообразных беспозвоночных. В 30—40-х годах были опубликованы коллективные работы по луговому мотыльку и вредной черепашке, монография С. П. Наумова по экологии зайца-беляка, «Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов» Н. П. Наумова и многие другие.

Широкие перспективы открылись перед экологией беспозвоночных, населяющих почву. Их планомерное исследование началось в 1926 г. в лаборатории В. А. Догеля<sup>1</sup>, но особый размах оно получило с конца 30-х годов. В 1949 г. М. С. Гиляров опубликовал монографию «Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых», послужившую теоретической основой для дальнейших исследований. Гиляров показал, что в почве имеются все условия, как приближающиеся к водным, так и типичные для суши, что создает широкие возможности для возникновения разнообразных адаптаций и эволюционных преобразований. Благодаря трудам Гилярова и других экологов почвенная зоология заняла видное место в системе биологических дисциплин.

В ходе исследований вырабатывались и совершенствовались методы полевой экологии. О богатстве методического арсенала отечественной экологии позвоночных животных тех лет можно составить представление по практическому руководству «Полевые исследования экологии наземных позвоночных», созданному Г. А. Новиковым (1949, 1953). Зарубежные зоологи также опубликовали ряд методических пособий подобного рода.

### **Экология животных в начале второй половины XX века**

В начале второй половины текущего столетия экология животных вступила в новую фазу развития, характеризующуюся не только огромным расширением масштабов исследований во всех странах мира, но и усилением внимания прежде всего к популяционной проблематике. Интенсивному изучению подверглись биотические отношения организмов. Более того, исследование этих отношений становится особенно актуальным, а изучение роли абиотических факторов постепенно отходит на второй план. В этом процессе внутренней перестройки экологии находит подтверждение справедливость тезиса Ч. Дарвина о том, что в борьбе за существо-

<sup>1</sup> За труд «Общая протистология» (1951) В. А. Догель был удостоен в 1957 г. Ленинской премии.



**ДАНИИЛ НИКОЛАЕВИЧ  
КАШКАРОВ**  
(1878—1941)

зование и в эволюции ведущую роль играет именно взаимодействие организмов, а не физические условия среды.

Длительные стационарные исследования в сочетании с точными количественными методами позволили детально изучить экологию основных видов пушных и копытных зверей, ряда вредных млекопитающих, многих птиц, рыб, насекомых, их питание, размножение, миграции и другие стороны образа жизни и поведения. Следует особенно отметить исследования по биологии размножения. Они не только расширили представления об экологии отдельных видов и видовых популяций, но и помогли углубленному анализу таких кардинальных проблем, как причины массовых размножений и колебаний численности животных. Успешному изучению особенностей размножения способствовало умелое сочетание полевых и экспериментальных экологических методов с методами физиологии, биохимии, генетики, гистологии и эмбриологии.

Специальное внимание было уделено сезонным явлениям в жизни животных, в частности миграциям. При исследовании перелетов птиц получило применение не только их массовое кольцевание, но и наблюдения с помощью радара. Мечение и метод радиотрекинга позволили выяснить важные особенности перемещений млекопитающих. Продолжалось изучение экологии млекопитающих и птиц в зимние месяцы как наиболее тяжелый для их существования период года. В этом плане выделяется монография А. А. Насимовича «Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР» (1955). Много нового принесли исследования экологии животных в экстремальных условиях обитания — в пустынях, высокогорьях, Антарктиде, Арктике. В частности, следует отметить работу индийского энтомолога М. С. Мани (1962) в Гималаях.

Основываясь на сравнительной эколого-географической оценке значения пространства в жизни наземных животных и их стациального распределения, Г. Я. Бей-Биенко пришел к выводу о существовании закономерной зональной смены стадий у насекомых и других животных с достаточно широкими ареалами. В числе теоретических вопросов новое освещение получила также классификация факторов среды (А. С. Мончадский, 1958).

Изучение разнообразных сторон жизни животных, главным образом млекопитающих и птиц, привело к необходимости учета особенностей их поведения. Это усилило связь экологии с этологией, что принесло большую пользу обеим наукам. В справедливости сказанного можно убедиться на примере многих частных работ, а также сводки П. Клопфера «Поведенческие аспекты экологии» (1962, 1973).

Для современных экологических исследований весьма характерна органическая связь с практикой. Их результаты быстро находят применение в соответствующих отраслях хозяйства, здравоохранения, охраны природы.

В настоящее время наблюдается отчетливо выраженная тенденция к интеграции различных разделов экологии вплоть до формирования единой науки, охватывающей наиболее общие проблемы экологии растений и геоботаники, экологии животных и отчасти микроорганизмов. При этом, однако, характерно, что подобные идеи развивают преимущественно зоологи. Именно им принадлежат основные сводки и учебные пособия по общей экологии — Г. Кларка (1954), Е. Одума (1959—1971), Б. Стугрена (1971, 1972), А. Бюджая (1971), Ч. Кребса (1972), П. Колинво (1973) и др.

Формирование общей экологии — свидетельство существенного усиления теоретического значения экологии в системе биологических наук и ее методологической зрелости. Об этом же говорит тот факт, что в последние годы, как никогда раньше, экологические идеи и терминология (экологическая система, биосфера, экологическое равновесие, экологический кризис, экоцид и т. п.) получили необычайное распространение в широких кругах общественности, в публицистической литературе, журналах и газетах. Причиной тому — острая ситуация, которая сложилась в окружающей человека среде и биосфере в целом.

Расширение масштабов экологических исследований, усложнение их задач, необходимость решения новых теоретических проблем и прикладных вопросов потребовало совершенствования прежних и создания новых методов, отвечающих современным научным и техническим требованиям и возможностям. Сравнительно с первоначальными этапами истории экологии, когда преобладающее значение имели экспедиционные исследования, все большую роль стали играть многолетние круглогодичные стационарные исследования в сочетании с точными количественными методами. Словесные, описательные характеристики различных сторон жизни животных сменились количественными оценками, что резко повысило степень точности полевых работ. Одновременно непрерывно совершенствовались сами количественные методы, их техническое оснащение. В полевой экологии все шире стало применяться изотопное мечение, радиотрекинг и другие — вплоть до использования искусственных спутников Земли, при помощи которых в США, например, регистрировалось передвижение лосей, снабженных миниатюрными радиопередатчиками. Отличные результаты дало наблюдение ночных животных с помощью инфракрасных лучей.

Обработка количественных данных о численности животных и экологических процессах потребовала использования методов вариационной статистики (биометрии) и теории вероятности. В этом направлении сделаны лишь первые шаги и полная гармония между специфическими требованиями экологии и математики еще не достигнута. В связи с успешным внедрением в экологию математики возникло даже понятие «математическая экология» и в США издана первая сводка, составленная Э. Пилу (1969).

Наряду с использованием математики за последние годы неоднократно делались попытки применить к экологии кибернетику, системный анализ, моделирование для анализа структуры биоценозов, трофоценологических связей и т. п. Эти опыты представляют определенный интерес и заслуживают развития и совершенствования.

### Развитие экспериментальной экологии

Развитие экологии как науки, укрепление ее положения в системе биологических дисциплин способствовали дальнейшему усилению взаимосвязей со смежными разделами биологии и формированию таких важных направлений, как физиологическая экология и экологическая физиология, экологическая морфология, радиозэкология, экологическая генетика и др. Исследования в упомянутых аспектах одновременно обогащали как экологию, так и контактирующие с нею дисциплины. Сказанное в полной мере относится к комплексу экологии и физиологии животных.

Особенно успешно развивалось экспериментальное изучение насекомых, для чего были организованы специальные лаборатории: И. В. Кожанчиковым — в Зоологическом институте АН СССР, В. В. Алпатовым — в Московском университете, И. Д. Стрельниковым и Л. К. Лозина-Лозинским — в Естественнно-историческом институте имени П. Ф. Лесгафта в Ленинграде. Кожанчиков заложил теоретические основы некоторых разделов экологии насекомых, в частности их кормовой специализации, и в 1937 г. издал методическое руководство по экспериментальному изучению экологии насекомых, а в 1940 г. — монографию «Влияние экологических факторов на развитие и изменчивость чешуекрылых». Стрельников изучал роль температурного фактора и солнечной радиации в тепловом балансе животных. В. Н. Беклемишев в серии работ и монографии (1944) по экологии малярийного комара дал образец сочетания полевых и лабораторных экспериментальных исследований, имеющих и теоретическое, и прикладное значение.

Экспериментальную экологическую физиологию млекопитающих, главным образом грызунов, успешно развивали И. Д. Стрельников, Н. И. Калябухов, А. Д. Слоним, в США — П. Моррисон и Л. Ирвинг, в Югославии — С. Джелинео. С птицами экспериментировали американские экологи Ч. Кэнди, У. Роуэн, только что упоминавшиеся Ирвинг и Моррисон, во Франции — Т. Биссонет, в СССР — И. А. Шилов и др.

Основное внимание экспериментальных экологов было обращено на изучение воздействия на животных физических факторов среды, в первую очередь температуры, света и влажности. В меньшей мере изучалось значение питания и других биотических факторов. Успеху исследований способствовало широкое использование сравнительного метода, когда объектами экспериментов избирались филогенетически родственные или экологически близкие виды животных. Наряду с зоологами в этом же плане успешно работали специалисты в области экологической физио-

логии, что обеспечивало более разностороннее освещение рассматриваемых вопросов.

Прежде всего широко исследовалась проблема терморегуляции, теплового баланса и разнообразных адаптаций наземных и водных пойкилотермных и гомотермных животных к температурным условиям среды, в частности к экстремальным, в различных ландшафтах и местообитаниях. Особое внимание было уделено зимоспящим видам позвоночных и беспозвоночных животных.

Далеко продвинулось изучение экологической роли света, в особенности фотопериодизма. А. С. Данилевский с сотрудниками (1961, 1970) доказали, что реакция диапаузы, равно как и многие другие сезонные явления в жизни насекомых и клещей, регулируются не температурой среды, а фотопериодизмом. При этом наблюдается синхронность фотопериодических реакций членистоногих-фитофагов и их кормовых растений. С сезонными изменениями продолжительности и интенсивности освещения связаны также такие процессы, как линька у зверей и птиц, время их миграций. Т. Биссонет в серии экспериментов показал глубокое влияние света на процессы размножения млекопитающих и птиц. Столь разностороннее регуляторное значение фотопериодизма, очевидно, объясняется его стереотипными изменениями во времени, определяемыми астрономическими закономерностями. В противоположность этому, на динамике температурного режима и других локальных климатических факторов сильно сказываются метеорологические условия отдельных лет.

Пристальное внимание экологов привлекли ритмы, повторяющиеся каждые сутки (циркадные ритмы) и сказывающиеся на самых разнообразных физиологических и поведенческих реакциях животных. К этой категории явлений относятся, например «биологические часы», механизм которых еще не вполне ясен.

Н. И. Калабухов (1946) показал, что в основе процесса адаптации лежит необходимость сохранения энергетического баланса. Тем самым экологи получили объективный критерий степени приспособленности вида к измененным условиям обитания. Этот принцип сыграл весьма существенную роль в дальнейших эколого-физиологических исследованиях. Он получил отражение в монографиях Н. И. Калабухова (1950, 1969), А. Д. Слонима (1952), И. А. Шилова (1968) и др.

### Изучение популяций животных

Еще в начале столетия было заметно нарастающее внимание к изучению популяций животных, чему способствовало применение методов биометрии, которые помогали аналитической оценке групповых характеристик. Уже в обобщающих теоретических исследованиях 20-х годов А. Лотка (1925), В. Волтерра (1926), Р. Перл (1928) пытались дать математическую интерпретацию некоторых популяционных механизмов, регулирующих численность, плотность населения и характер взаимоотношений особей.

Американские зоологи У. Олли и Р. Чепмен в 20–30-х годах много сделали для экспериментального экологического изучения групповых реакций популяции на воздействие хорошо контролируемых в опыте факторов среды. Р. Перл с сотрудниками (1928) на основании изучения лабораторных популяций дрозофилы и других насекомых установили, что рост популяции происходит по логистической кривой; они показали перво-



степенное биологическое значение плотности населения и обратили внимание на генетические и экологические факторы продолжительности жизни животных.

Изучение популяций потребовало разработки новых методов (например, разных способов мечения и массового отлова), сочетания полевых наблюдений, учетов и опытов с лабораторными экспериментами, соединения экологии с морфологией, физиологией, генетикой. Благодаря этому удалось выяснить многие особенности популяций — их структуру, территориальное распределение, динамику, морфологические и физиологические признаки, механизмы внутривидового гомеостаза и т. д.

В связи с изучением популяций прежде всего возник вопрос о характере, структуре и объеме этой внутривидовой группировки, т. е. о понимании экологической популяции как конкретной формы существования вида в данных условиях обитания. Одни авторы видят в экологических популяциях в основном территориальные группировки генетически родственных особей (так называемые поселения) и в соответствии с этим концентрируют внимание на территориальных связях между отдельными популяциями и их компонентами, стремясь к созданию иерархической системы соподчиненных популяционных единиц. Другие под популяцией понимают совокупность особей, обладающую общими морфологическими и биологическими свойствами, единой нормой реакции, что позволяет подобной группировке длительное время поддерживать на известном уровне свою численность и сохранять специфические особенности на данной территории. Отсюда вытекает необходимость изучения общих морфологических и физиологических свойств членов популяции, ее демографической структуры (половой, возрастной и пр.), циклических ритмов существования, механизмов, обеспечивающих популяционный гомеостаз.

Для понимания закономерностей формирования и функционирования популяций большое значение имеет точное знание степени устойчивости их состава, подвижности их членов, наличия контактов между популяциями и, следовательно, меры их генетической автономии. Специальные исследования (например, А. С. Мальчевского на птицах) показали, что степень популяционного консерватизма часто преувеличивается и что очень важную роль в жизни видов играет дисперсия особей. Этой сложной проблеме посвятил свою монографию В. Уинн-Эдвардс (1962).

Особенно резкое усиление внимания к популяционной тематике произошло во второй половине текущего столетия. Важным стимулом интенсивного развития популяционной экологии явились ее большие потенциальные возможности при решении многих задач практики, в частности, связанных с динамикой численности промысловых и вредных животных. Популяционный подход особенно оправдал себя при изучении грызунов и насекомых как вредителей сельского хозяйства и переносчиков опасных заболеваний.

Благодаря сочетанию методов полевой и экспериментальной экологии, морфологии и физиологии, популяционная экология за последние десятилетия достигла больших успехов в познании закономерностей существования естественных группировок животных. Интересные результаты принесло экспериментальное изучение искусственно созданных модельных популяций. Планомерно поставленные опыты позволили раскрыть последствия повышенной плотности населения для взаимодействия особей и регуляции плодовитости. При этом был выяснен физиологический механизм этих процессов, значение реакции стресса (перенапряжения организма), регуляторная роль желез внутренней секреции. В этом направ-

лении особенно большой вклад в популяционную экологию внесли Дж. Кристиан, Д. Читти, К. Петрусевич. Ценные результаты принесло использование методов этологии, в частности изучение иерархической структуры популяций. Детальный анализ современного состояния учения о популяциях произвели австралийский зоолог Г. Андресарта (1961), американский биолог Л. Слободкин (1964), энтомолог из ФРГ Ф. Швердтфегер (1968), а также Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков и Н. В. Глотов (1973).

### Биоценология

К числу важнейших теоретических проблем экологии принадлежит учение о биоценозах. Как было отмечено, его развитию способствовала книга Ч. Элтона «Экология животных» (1972). В ней нашли отражение вопросы структуры и распределения сообществ животных, колебаний численности, дисперсии, экологической сукцессии. Элтон подчеркнул первостепенное значение трофоценологических связей и сформулировал такие важные обобщения, как цепи и циклы питания, пирамида чисел, экологическая ниша. Правда, о последней писал еще в 1917 г. Д. Гринелл, но именно Элтон придал этому понятию то биоценологическое содержание, которое сохранилось и в современной экологии. Важную работу, посвященную комплексному изучению биоценозов, опубликовал финский зоолог П. Пальмгрен (1928). В 20—30-х годах в Северной Америке были изучены многие сообщества животных, их сезонная динамика, сукцессионные смены в различных зонах жизни и биомах. Все биоценологические работы основывались на массовых количественных данных.

В 30-х годах в ряде стран были опубликованы капитальные сводки, широко освещавшие проблемы биоценологии. Таковы, например, «Биоэкология» американцев — ботаника Ф. Клементса и зоолога В. Шелфорда (1939), в которой проанализированы функции сообществ, влияние сообществ на местообитания, взаимодействие между организмами, возникновение группировок, явления конкуренции и миграций. Следует отметить, что Клементс отрицал непрерывность развития биоценозов и сводил причины их динамики к действию внешних условий. Принципиально важной и для зооэкологии была формулировка английским геоботаником А. Тенсли (1935) концепции экосистемы. Под этим понятием подразумеваются биотические группировки самого разного объема и ранга вместе со свойственными им экологическими условиями, но не ограниченные определенным жизненным пространством. Экосистемой можно считать и какой-нибудь пенек в лесу, и весь лесной массив, и лесную зону в целом.

В это же время большой интерес к проблемам биоценологии проявили советские зоологи. Необходимость биоценологических исследований усиленно пропагандировал Д. Н. Кашкаров, видевший в них центральную задачу экологии. Его первый лекционный курс и учебное пособие «Среда и сообщество» (1933) были посвящены синэкологии. Глубокие биоценологические исследования проводил В. Н. Беклемишев на базе Камской биостанции Пермского университета. В. Ю. Фридрихс (1936 и позднее) детально исследовал животно-растительные сообщества Хибинских гор. Биоценологические связи млекопитающих и птиц изучали А. Н. Формозов, Д. Н. Данилов и др. По теоретическим вопросам биоценологии неоднократно высказывались В. В. Станчинский (1933) и др.

Начало новому этапу развития биоценологии положил В. Н. Сукачев, который впервые сформулировал основы своего учения в 1940 г. Исходя



**ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ  
СУКАЧЕВ**  
(1880—1970)

из идей В. В. Докучаева, В. И. Вернадского, Г. Ф. Морозова, Сукачев разработал теорию биогеоценоза, согласно которой органическое сообщество составляет динамическое единство с абиотическими условиями, приуроченными к известному пространству. По Сукачеву, «биогеоценоз — это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности и животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии»<sup>1</sup>. По мысли Сукачева, исследование биогеоценозов составляет предмет особой науки — биогеоценологии, стоящей на грани биологии и ландшафтной географии.

В 50—60-х годах интерес к проблемам биоценологии еще более возрос. К прежним стимулам их развития присоединились новые — охрана природы и рациональное использование биологических ресурсов, что привело к интенсивной разработке в новых условиях учения о биосфере, созданного В. И. Вернадским. Ныне оно получило широкое распространение и за рубежом (подробнее см. главу 27).

Биоценологическое изучение животного мира стимулировалось успехами популяционных исследований. Под их влиянием само понятие биоценоз претерпело существенную трансформацию: в последние годы под биоценозом стали понимать взаимодействующий комплекс видовых по-

<sup>1</sup> В. Н. Сукачев. Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн. «Основы лесной биогеоценологии». М., «Наука», 1964, стр. 23.

пуляций, приуроченных к единой территории — биотопу — и связанных с соответствующими абиотическими условиями.

Во многих зарубежных странах продолжало развиваться представление об экосистемах А. Тенсли. Нередко между понятиями биогеоценоз и экосистема ставится знак равенства. Однако их критическое сопоставление ясно показывает, что первое значительно глубже, логичнее и определеннее второго. Впрочем, именно в силу своей меньшей отчетливости и проистекающей отсюда «гибкости» термин «экосистема» и получил столь широкое распространение. Это, действительно, очень удобное понятие, применимое к самым различным биотическим комплексам.

О состоянии биоценологических исследований можно составить представление по таким капитальным сводкам, как книги Л. Дайса «Естественные сообщества» (1952), В. Тишлера «Синэкология наземных животных» (1955), Я. Балого «Жизненные сообщества наземных животных» (1958). Последняя представляет не только теоретическую сводку, но и ценное методическое руководство. Обзор «Сообщества и экосистемы» написан Р. Уиттекером (1970). Значительный интерес представляет переведенная на русский язык книга П. Дювиньо и М. Танга «Биосфера и место в ней человека (экологические системы и биосфера)» (1973), содержащая характеристику круговорота веществ и биоценологических связей в биосфере и отдельных экосистемах.

В круг биоценологических исследований входят весьма разнообразные по подходу к теме работы. Некоторые из них содержат синэкологическую характеристику животного мира обширного ландшафта и даже целой части страны. При этом проводится детальный анализ данной территории как среды обитания животных и выявляются ценоотические связи между компонентами биоценоза. Таковы, например, ландшафтно-экологические исследования в Западной Сибири и Казахстане А. Н. Формозова (1934, 1937, 1950), характеристика северных еловых лесов и лесостепных дубрав Г. А. Новикова (1956, 1959), окрестностей Оксфорда Ч. Элтона (1966), таежных лесов Г. Н. Симкина (1974), речных долин А. А. Максимова (1974).

С биогеоценологической тематикой в определенном смысле связана недавно возникшая геохимическая экология, развивавшаяся на стыке биогеохимии и экологии (В. В. Ковальский, 1973).

Специальное внимание зоологов привлекли сельскохозяйственные угодья и другие искусственно созданные сообщества, которые Г. Я. Бей-Биенко предложил называть агробиоценозами. Исследование биоценозов антропогенного происхождения имеет очень большое и все нарастающее значение. Им посвящено множество исследований, касающихся главным образом насекомых и грызунов, вредящих культурным растениям, а также отдельные сводки вроде книги В. Тишлера «Сельскохозяйственная экология» (1965).

Многие ученые концентрировали усилия на изучении отдельных сторон жизни сообществ, в частности трофических и территориальных связей между животными, а также между последними и растениями. Анализ трофоценоотических связей потребовал прежде всего детального изучения питания отдельных видов. Эта сторона экологии многих животных теперь хорошо изучена. И. В. Кожанчиков (1946, 1951 и позднее) экспериментально продемонстрировал значение пищевой специализации в жизни насекомых; В. С. Ивлев (1955) подвел итоги экспериментального изучения экологии питания рыб; Н. И. Калабухов опытами на грызунах доказал первостепенное значение для их существования витаминного

баланса. Американские экологи А. Мартин, Г. Зим и А. Нельсон (1962) создали объемистую сводку об использовании животными растений.

В последние годы при изучении питания специальное внимание уделяется качественному составу пищи — ее калорийности, кормовым достоинствам, вкусовым свойствам и пр. Подобный анализ существенно уточняет представления об этой важной стороне экологии животных.

При исследовании трофоценотических связей все большее применение получает энергетический подход. На него одним из первых обратил внимание еще в 1942 г. Р. Линдеман, подчеркнувший роль экосистем в фиксации энергии и попытавшийся количественно оценить место в этом процессе отдельных популяций, входящих в экосистему. Энергетический принцип позволяет значительно глубже, чем прежде, понять суть таких закономерностей, как цепи питания, пирамида чисел, биоценотический круговорот веществ и т. п. Познание энергетики сообществ особенно далеко продвинулось в области гидробиологии, но важные результаты получены и при изучении наземных сообществ. Об этом особенно ярко свидетельствуют упоминавшиеся выше сводки П. Дювиньо и М. Танга, Е. Одума, А. Бюджая и др.

Важным стимулом для прогресса биоэкологических исследований в последние годы послужили работы по Международной биологической программе (1967—1972), выполнявшейся по решению ЮНЕСКО. На долю зоологов выпало изучение вторичной продуктивности экосистем, что вызвало необходимость выработки согласованных программ и методов, которые были приняты на Международном симпозиуме в Варшаве в 1967 г. Есть все основания полагать, что благодаря международному сотрудничеству специалистов по экологии животных будет получено много новых данных о вторичной продуктивности экосистем, биоценотической роли животных и путях увеличения фаунистических ресурсов Земли.

Многочисленные биоэкологические исследования зоологов продемонстрировали огромное значение животных в существовании и динамике биогеоценозов и их растительных сообществ. Советские и американские экологи установили, что в условиях степного ландшафта травоядные млекопитающие и прежде всего грызуны оказывают глубокое влияние на вегетацию травянистой растительности, в годы своего массового размножения уничтожая ее на обширных пространствах. Одновременно благодаря их роющей деятельности изменяется химизм и физические свойства почвы, возникает своеобразный микрорельеф. В трансформации почв важную роль играют также дождевые черви и другие беспозвоночные.

Далеко идущие последствия имеет деятельность животных в лесах, где они иногда серьезно препятствуют возобновлению деревьев и кустарников и, повреждая листву и хвою, ощутимо снижают интенсивность фотосинтеза и, следовательно, прирост фитомассы. Напротив, во многих других случаях звери и птицы играют важную положительную роль в жизни лесов и искусственных насаждений, поскольку расселяют семена, истребляют вредных насекомых и т. д.

### **Изучение динамики численности животных**

Резкие колебания численности, массовые размножения некоторых видов животных издавна привлекали внимание ученых. Сложность изучения этих явлений потребовала сочетания самых разнообразных приемов — точных полевых наблюдений, регулярных количественных учетов, эколого-физиологических экспериментов.

Как сказано выше, одними из первых к изучению динамики численности животных приступили русские ученые — Н. В. Туркин, А. Н. Порчинский, К. Н. Россиков. Американский зоолог Ч. Хьюит (1924) предложил называть эти флуктуации «волнами жизни». Ч. Элтон (1924) нарисовал широкую картину регулярных и непериодических изменений численности разнообразных наземных и водных животных и сделал попытку установить причины неустойчивости популяций.

В 1928 г. Р. Чепмен высказал гипотезу о биотическом потенциале и сопротивлении среды, которая явилась крупным теоретическим обобщением в области динамики численности животных. С 1930 г. начал публиковать свои исследования по динамике численности С. А. Северцов, независимо от Чепмена также пришедший к мысли о биотическом потенциале. Английский зоолог Б. Уваров (1931) на огромном фактическом материале показал роль климатических условий (в частности, температуры) в жизни насекомых. Особенно важную роль в формировании теории динамики численности сыграла работа А. Никольсона (1933) о балансе популяций животных, где была четко сформулирована идея автоматического контроля (регулирования) плотности населения.

Б. С. Виноградов (1934) суммировал огромный материал о колебаниях численности вредных грызунов и пришел к выводу о их ритмичности, причем обратил внимание на то, что массовые размножения иногда совпадают с периодами повышенной активности Солнца. В 1935 г. А. Н. Формозов опубликовал сводку «Колебания численности промысловых животных», в которой обобщил известный к тому времени материал и наметил пути дальнейшей разработки проблемы. В последующие годы многие советские экологи глубоко изучили закономерности и факторы колебаний численности ряда видов пушных зверей, птиц, насекомых. В монографии С. А. Северцова «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941) помимо динамики численности ряда видов млекопитающих и птиц рассмотрены основные закономерности, вытекающие из взаимодействия популяций экологически связанных видов и ряд проблем эволюционной экологии. В 1942 г. Ч. Элтон опубликовал интересные очерки по динамике популяций полевых, мышей и леммингов.

Накопленные обширные материалы позволили рассматривать процессы динамики численности в широком сравнительном эколого-географическом аспекте и одновременно при строгом учете видовых и даже популяционных особенностей.

Многолетние наблюдения свидетельствовали о наличии циклических колебаний численности у некоторых видов и о важной роли в этом явлении не только физических, но и биотических агентов. Особенно больших усилий потребовало исследование циклических колебаний численности у грызунов. Главная заслуга принадлежит в этом отношении исследователям, связанным с противоэпидемической службой (Н. И. Калабухов, В. В. Кучерук, Н. П. Наумов, Н. В. Некипелов, Ю. М. Ралль, Б. К. Фенюк и др.). Используя не только полевые, но и лабораторные эколого-физиологические экспериментальные методы, они установили внутренние и внешние причины массовых размножений грызунов, факторы депрессии численности, условия восстановления популяций после их истребления, а также научно обосновали и апробировали приемы борьбы и методы прогнозирования численности. Эти работы во многом определили успехи, достигнутые в СССР в борьбе с чумой, туляремией и другими зоонозами.



Большой труд вложили советские энтомологи в изучение проблемы массовых размножений вредных насекомых. Были определены зоны вредности, изучены биологические особенности, фенология развития, факторы и закономерности динамики численности, показано значение высокой агротехники и правильного ведения лесного хозяйства.

В период после второй мировой войны проблема динамики численности животных и задача разработки методов прогнозирования состояния популяций отдельных видов продолжала оставаться в центре внимания экологов, особенно в Советском Союзе.

Наибольшее внимание специалистов привлекали вопросы цикличности «волн жизни» различных видов и анализ факторов, определяющих подъемы и падения их численности. Широкие географические масштабы и периодичность «волн жизни» ряда видов (саранча, лемминги, водяные полевки и др.) послужили основанием для предположения, что подобные явления вызываются не узколокальными изменениями экологических условий, а ритмическими колебаниями климата и даже солнечной активности. Однако при более тщательном анализе оказалось, что в большинстве случаев зависимость от активности Солнца сомнительна.

Полевые и лабораторные исследования, осуществленные в последние десятилетия, показали, что факторы, определяющие динамику численности, весьма разнообразны и могут играть совершенно различную роль в биологии даже близкородственных и, казалось бы, сходных по образу жизни видов, причем эта зависимость может принимать различный характер не только в разных частях ареала, но даже в отдельных местобитаниях, расположенных поблизости одно от другого. Установлено огромное значение внутривидовых регуляторных механизмов. Об их наличии свидетельствовали ритмические, совершающиеся как бы автоматически, колебания численности и плотности подопытных популяций, несмотря на то, что последние находились в совершенно стабильных, близких к экологическому оптимуму условиях. Аналогичная картина наблюдалась не только в лабораторных экспериментах с насекомыми и мелкими грызунами, но и в естественных популяциях различных наземных животных и рыб. Оказалось, что плодовитость и смертность находятся в определенной зависимости от численности и плотности населения вида, будучи подвержены действию внутривидовой регуляции, призванной обеспечивать оптимальный в данных условиях уровень численности и поддерживать общий гомеостаз данной популяции. Эта регуляция осуществляется с помощью эндокринного механизма за счет снижения плодовитости отдельных самок, соответствующего изменения половой и возрастной структуры популяции, падения ее суммарной плодовитости, а вместе с тем усиления смертности от реакции стресса, истощения, нехватки убежищ, обостренной внутривидовой конкуренции, шоковой болезни, деятельности хищников и т. д.

Попытки объяснить резкие колебания численности животных действием тех или иных отдельных факторов все более уступают место синтетической теории динамики численности. Эта теория критически использует ранее накопленные факты и выводы и анализирует процессы во всей их сложности применительно к конкретным видам, популяциям и эколого-географическим районам. Обзоры современных представлений о причинах «волн жизни» популяций животных выполнены Д. Лэком (1957) и Г. А. Викторовым (1967).

Внимание биологов издавна привлекала роль хищников как регуляторов численности. Общеизвестны, в частности, опыты Г. Ф. Гаузе (1934,



1935) с различными видами простейших. Что касается насекомых и грызунов, то некоторые экологи были склонны видеть основную причину сдерживания и подавления их численности в истребляющих их животных. Для насекомых отмечали также важное значение паразитов.

Другие экологи, придававшие первостепенное значение влиянию климата и деятельности человека, отмечали, что во взаимодействующей системе хищник—жертва первое ее звено находится в полной зависимости от второго и не может оказать сколько-нибудь заметного влияния на состояние популяций. Очевидно, обе эти крайние точки зрения в равной мере страдают односторонностью.

Серьезные изменения претерпело отношение к хищным зверям и птицам в области охотничьего хозяйства и охраны природы. Раньше все они считались вредными и издавна подвергались преследованию и уничтожению. За последние годы получили подтверждение выводы, что даже волки выполняют важную селективную и санитарную функции в отношении популяций диких копытных, поскольку в первую очередь уничтожают больных, старых и других неполноценных зверей.

### **Акклиматизация животных**

Интересные вопросы возникли перед экологией в связи с мероприятиями по акклиматизации новых видов животных и реакклиматизации ранее обитавших, но затем истребленных. Такого рода работы по обогащению животного мира осуществляются в широких масштабах во многих странах. Подсчитано, что объектами сознательной или случайной акклиматизации во всем мире было до 200 видов млекопитающих, несколько сотен видов птиц, десятки видов земноводных и пресмыкающихся, большое число видов рыб, несколько тысяч видов насекомых и других беспозвоночных животных. В Советском Союзе опыты по акклиматизации охватили 45 видов зверей и 8 видов птиц. В общей сложности было расселено свыше 440 тыс. пушных зверей и более 140 тыс. животных, имеющих значение для спортивной охоты. Теоретические основы и мировой опыт акклиматизации освещены в книгах «Акклиматизация животных» Б. М. Житкова (1934), «Основы экологии животных» Д. Н. Кашкарова (1938, 1945), «Экология нашествий животных и растений» Ч. Элтона (1958), а также в работах А. А. Насимовича (1961, 1965, 1966) и др.

Еще в прошлом столетии в США была начата интродукция различных полезных насекомых для борьбы с вредителями полей, садов и лесов. Акклиматизация хищников и паразитов, уничтожающих вредных насекомых, приобрела в XX в. широкий размах. В Советском Союзе она связана в первую очередь с именем Н. Ф. Мейера. Важные теоретические соображения и фактические данные по использованию насекомых для борьбы с вредителями содержатся в сводке И. А. Рубцова «Биологический метод борьбы с вредными насекомыми» (1948). Биологический метод носит по своей сути биоценологический характер, поскольку основан на использовании трофоценологических связей между хищниками и жертвами или паразитами и их хозяевами и предусматривает акклиматизацию новых полезных в этом отношении видов.

Для того чтобы избежать неудач или отрицательных хозяйственных и биоценологических последствий при интродукции животных, необходима самая тщательная и разносторонняя экологическая подготовка акклиматизационных мероприятий. Реализация этих задач должна опираться на принципы и методы биоценологии и популяционной экологии.

## Возникновение экологической паразитологии

Реализация разнообразных теоретических и прикладных задач способствовала формированию и развитию отдельных зоологических дисциплин, основывающихся на принципах экологии. Одной из таких наук стала экологическая паразитология (см. главу 1). Ее развитие связано с именами В. А. Догеля, Е. Н. Павловского и К. И. Скрябина. Исследуя паразитофауну различных диких животных в зависимости от изменения внешних условий, окружающих хозяина, и от изменений его физиологического состояния, Догель (1927, 1938 и позднее) положил начало экологической паразитологии. Это научное направление оказалось весьма плодотворным, объединив большое число советских паразитологов, а затем и зарубежных специалистов.

Павловский изучал трансмиссивные заболевания человека и благодаря широкому биоценологическому подходу установил наличие у них природной очаговости, поддерживаемой комплексом видов животных, приуроченных к определенным ландшафтно-экологическим условиям. Павловский обосновал также понятие паразитоценоза. Впрочем, последнее встретило серьезные возражения со стороны Д. Н. Кашкарова.

Из зарубежных ученых наиболее существенный вклад в становление и развитие экологической паразитологии внесли немецкий гельминтолог О. Фурман (1928, 1932, 1933) и американские зоологи, в частности Р. Хегнер (1927, 1937 и позднее).

## Экологическая морфология

Идеи экологии глубоко проникли в морфологию и привели к возникновению функциональной, или правильнее сказать, экологической морфологии животных, которая занимается не просто изучением биологической роли отдельных морфологических структур, но их функционированием в связи с образом жизни вида в определенных экологических условиях. Сочетание морфологии с экологией внесло новую струю в эту классическую науку, способствовало успешному решению сложных вопросов филогенеза и классификации (К. А. Юдин, 1965).

Особенно большое внимание исследователей привлекало сравнительное изучение органов движения и локомоций животных — наземных и водных млекопитающих, птиц, рыб, отчасти пресмыкающихся, земноводных и насекомых (В. Б. Суханов, 1968; П. П. Гамбарян, 1972).

На эколого-морфологических исследованиях наземных позвоночных положительно сказались идеи и методы популяционной экологии, в частности метод морфофизиологических индикаторов, разработанный С. С. Шварцем с сотрудниками (1968).

Продолжали успешно развиваться исследования в области экологической гистофизиологии рыб Н. Л. Гербильского с сотрудниками. Этот научный коллектив изучил закономерности развития гонад в различных условиях обитания и разработал методы регуляции этого процесса у осетровых и других ценных пород рыб в условиях регулируемого стока рек. Исследования Гербильского обнаружили также глубокую внутривидовую дифференциацию изученных видов и тем самым способствовали познанию путей микроэволюции у животных.

Применение экологического подхода к некоторым проблемам цитологии привело к возникновению нового перспективного направления — экологической цитологии, или цитозэкологии (Б. П. Ушаков, 1956 и позднее).

## Радиоэкология

Широкое использование атомной энергии в мирных целях и испытания ядерного оружия явились причиной повышенной радиоактивности биосферы. В результате наземные и водные животные сталкиваются с новым, исключительно мощным по глубине воздействия экологическим фактором, который влияет на них как непосредственно, так и косвенно, особенно через растительность, служащую животным пищей и убежищем.

Огромное значение проникающей радиации в природных условиях определило необходимость соответствующих лабораторных и полевых исследований. Начало им положил В. И. Вернадский (1926, 1927), занимавшийся биогеохимией радиоэлементов Мирового океана. В 40-х годах в рамках общей радиобиологии возникла радиоэкология, или радиобиогеоэкология. За короткий период своего существования она успела принести очень важные результаты, которые позволили осветить многие теоретические и прикладные вопросы, выработать специальные методы исследования.

Наблюдения и эксперименты в природе показали, что различные виды обладают разной экологической радиочувствительностью. Поскольку облучению подвергаются не только отдельные особи, но и целые биогеоценозы, в результате происходит «рассогласовывание» взаимодействия компонентов и нарушается нормальное функционирование сообщества. Под воздействием радиоактивных веществ резко повышается радиоактивность организмов, причем высокоподвижные, мигрирующие виды животных в процессе своих перемещений способствуют распространению радионуклидов.

Значительный интерес представило также изучение экологической роли повышенной естественной радиации, которая наблюдается в ряде районов и оказывает там существенное влияние на жизнь животных. Важно, что радиоэкологические исследования охватили самые разнообразные группы наземных, пресноводных и морских животных, населяющих всевозможные биотопы. Полученные факты и выводы приобрели благодаря этому особенно большую доказательность, послужив основой для множества работ и крупных сводок (Г. Г. Поликарпов, 1964, 1970; «Радиоэкология», 1971; Л. А. Перцов, 1973; и др.).

Вообще следует подчеркнуть, что современная экология придает первостепенное значение изучению влияния человеческой деятельности (антропогенных факторов) на жизнь видов, видовых популяций и сообществ животных. Действительно, эти экологические факторы нередко играют решающую роль в развитии природных комплексов.

## Эволюционная экология

Наряду с частными теоретическими вопросами и практическими задачами экологи занимались проблемами, связанными с дальнейшим развитием эволюционной теории (см. главу 17). Действительно, экология органически связана с эволюционной теорией, ибо последняя в значительной мере покоится на экологической основе, а эволюционное учение для экологии составляет единственно приемлемую теоретическую и методологическую базу. В этом плане изучались адаптации животных, реальная эффективность приспособлений, в частности криптической (покровительственной) окраски, экологические механизмы микроэволюции.

Об интересе экологов к проблемам эволюционной теории свидетельствуют труды Ч. Элтона (1930), Д. Н. Кашкарова (1933, 1938), У. Олли с соавторами (1949). Вопросы эволюционной экологии интенсивно разра-

батывал С. А. Северцов (1937, 1941), создавший, в частности, учение о конгруэнциях. Его посмертно опубликованная книга «Проблемы экологии животных» (1951) в значительной мере посвящена именно вопросам эволюционной экологии. Развивая эволюционные идеи и исходя из новейших достижений экологии и генетики, С. С. Шварц в 1969 г. опубликовал монографию «Эволюционная экология животных», в которой проанализировал экологические механизмы эволюции в основном на популяционном уровне. В ней нашли отражение такие важные вопросы, как генетические основы преобразования популяций, гомеостатическое изменение генетической структуры популяций и микроэволюция, экологические механизмы преобразования генетической структуры популяций, экологическая сущность макроэволюции. Эволюционным основам экологии посвятил книгу «Экология. Эволюционные аспекты» (1973) И. Эмлен.

Отдавая должное значению популяций в существовании видов и их познанию для теории эволюции, следует отметить, что для понимания процесса эволюции столь же необходимо исследовать в эволюционном аспекте проблемы биогеоценологии. В подтверждение сказанного достаточно сослаться на то значение, которое придавал внутри- и межвидовым биоценотическим связям Ч. Дарвин.

### **Некоторые перспективы экологии животных**

К 70-м годам текущего столетия экология животных пришла с большими теоретическими и прикладными достижениями, заняв видное место в системе биологических наук и завоевав признание широких кругов ученых и практиков.

В будущем роль экологии в процессах познания живой природы, рационального использования и охраны зоологических ресурсов, несомненно, еще более возрастет. Широкий интерес к экологии развился в последние годы в первую очередь под влиянием непрерывного ухудшения состояния окружающей человека среды. Неуклонное обеднение природных комплексов превратило проблему охраны биосферы в одну из главнейших забот отдельных государств и человечества в целом (см. главу 27). Не случайно новая международная программа «Человек и биосфера» (1970) осуществляется под эгидой ООН. В своих основных аспектах она носит биогеоценологический характер. Отсюда вытекает главная задача современной экологии и экологии будущего — детальное изучение закономерностей формирования, существования, развития, разрушения и восстановления важнейших биогеоценозов. В отличие от недавних биоценологических исследований современные исследования должны быть направлены на раскрытие энергетических основ жизни биотических сообществ, их адаптивных особенностей и продуктивности в различных условиях. Специального внимания заслуживает анализ негативного и позитивного влияния деятельности человека на экосистемы. Разумеется, решение такой исключительно сложной задачи не может быть осуществлено работниками какой-либо одной научной дисциплины, но потребует совместных усилий зоологов, геоботаников, микроклиматологов и других.

Сохранится и усилится тесная связь биоценологических исследований с изучением экологических популяций, из которых строятся сами биоценозы. Популяционная тематика получит в ближайшем будущем еще большее развитие. При этом, очевидно, произойдет слияние различных теоретических представлений о характере и структуре экологических популяций. Развитие популяционных исследований окажет благотворное влияние

на разработку на современном уровне вопросов биогеоценологии и аутоэкологии, а также решение многих практических задач из области медицинской зоологии, защиты растений, биологических основ охотоведения, охраны природы.

Наряду с углубленным полевым и лабораторным изучением видовых популяций сохранит свое значение исследование экологии отдельных видов в целом. Специального внимания заслуживает раскрытие масштабов и форм внутривидовой географической и экологической изменчивости, различных особенностей образа жизни и поведения животных. Накопление подобного рода сведений позволит, в частности, определить материальную основу созидательного действия естественного отбора, конкретизировать пути микроэволюции. Разработка экологических аспектов эволюционного учения остается одной из наиболее кардинальных теоретических проблем экологии.

Большое значение для развития экологии приобретает ее тесный контакт с этологией, поскольку решение многих экологических задач связано с анализом поведения животных в различных условиях обитания и при разных ситуациях. Не менее важен творческий контакт с другими биологическими дисциплинами и дальнейшее развитие направлений, возникших на стыках с ними.

Как было указано, для современного этапа развития интересующей нас науки весьма характерно формирование на базе экологии животных и геоботаники более широкой теоретической дисциплины — общей экологии. В ней должны найти отражение закономерности взаимодействия всех организмов с окружающей средой и между собой, основные особенности популяций, биогеоценозов и биосферы в целом. Создание такой науки — дело очень сложное, требующее длительного времени и совместных усилий. Тем не менее уже сейчас многие аспекты общей экологии определились и получили отражение в ряде солидных сводок и учебных пособий. Их совершенствование — дело будущего.

Реализация перечисленных задач позволит еще более углубить научные основы решения разнообразных вопросов, выдвигаемых жизнью, — рациональное использование биологических ресурсов, повышение продуктивности экосистем, борьба с вредителями, охрана полезных и редких видов.

## **ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

### **Развитие экологии растений в начале XX века**

Опубликованные в конце XIX в. сводки Е. Варминга «Экологическая география растений» (1895) и А. Шимпера «География растений на физиологической основе» (1898) дали сильный толчок развитию ботанической экологии, однако официальное признание в качестве самостоятельной отрасли ботаники экология растений получила лишь в 1910 г. на III Всемирном ботаническом конгрессе.

В начале XX в. особенно детально изучалось воздействие на растения различных абиотических факторов, в первую очередь климата и почвы. При этом сначала преобладали наблюдения, затем появились эксперименты в природной обстановке, а несколько позже к решению экологических проблем стали привлекать экспериментальные методы физиологии растений, в связи с чем в экологии возникло особое, физиологическое направление.

Интересные эксперименты по перемещению равнинных растений в высокогорья Альп и Пиренеев, а также сравнительные культуры северных и альпийских растений в равнинных естественных и искусственных условиях, начатые К. Негели в 60-х годах и Г. Бонье в 90-х годах прошлого века и продолженные в текущем столетии, показали, как сильно изменяются морфологические признаки растений, оказавшихся в необычных условиях.

Перенос экологических работ непосредственно в полевые условия и применение метода так называемых длительных квадратов (постоянных пробных площадей), на которых наблюдения ведутся в течение ряда лет, характерен для американской экологической школы, возглавлявшейся с начала столетия Ф. Клементсом. Большое внимание в этих исследованиях обращалось на роль животных в жизни отдельных растений и растительных сообществ.

В СССР экология растений получила особенно широкое развитие начиная с 20-х годов XX в. В изучении действия отдельных факторов и ответных реакций растений большую роль сыграли исследования физиологов растений. Л. А. Иванов (1918, 1930, 1936 и позднее) изучал влияние света и влаги на древесные породы. Н. А. Максимов (1912, 1917, 1931) разработал теорию засухоустойчивости и теорию морозоустойчивости растений, став основоположником экологической физиологии растений (см. главу 5).

По инициативе Б. А. Келлера началось изучение влияния комплексов условий среды на экологические особенности растений, их индивидуальное и историческое развитие. На этой основе Келлер стремился дать экологическое объяснение конкретных путей эволюции растений.

Много работ было посвящено выяснению природы растений засушливых местообитаний — ксерофитов. Н. А. Максимов (1917, 1931; Ленинская премия, 1930) показал, что многие ксерофиты испаряют весьма интенсивно, но обладают высокой устойчивостью против завядания. Впоследствии выяснилось, что ксерофит — сборное понятие, так как относящиеся к этой группе растения имеют весьма различные приспособления к существованию в засушливых условиях (см. также главу 5).

При выяснении взаимоотношений растений с почвами особое внимание было уделено концентрации водородных ионов (рН). Пытались даже связать с влиянием этого фактора все особенности распределения растений.

В дальнейшем оказалось, что рН действительно является важным экологическим фактором наряду с физическими и химическими особенностями почв.

Большой интерес представляли исследования экологических реакций растений на воздействие физико-химических факторов в экстремальных условиях среды — на Крайнем Севере, в зоне вечной мерзлоты, в высокогорьях и пустынях Средней Азии.

Изучение биотических связей, начатое еще в прошлом столетии, в XX в. получило широкое развитие, хотя первоначально оно и отставало от исследования климатических и эдафических факторов (почвенных условий для наземных растений и водных для обитателей водоемов). Установление таких групп организмов, как продуценты, вырабатывающие органическое вещество, консументы, потребляющие и преобразующие его, и редуценты, превращающие органическое вещество в минеральное, сыграло большую роль в развитии представлений о структуре биоценозов.

Значительное место приобрели исследования круговорота отдельных

элементов, в котором участвует растительный покров, а также круговорота воды и энергии<sup>1</sup>. Предметом изучения стала роль животных в жизни растительности. Установлены различия в характере воздействия различных групп животных на растительный покров разных регионов земного шара. Выявлена специфичность воздействия животных на растительность в процессе их питания (прямое воздействие) и через изменение почвы (косвенное воздействие). Появляются сводки по этим вопросам, например работа Р. И. Злотина и К. С. Ходашовой (1974).

В начале XX в. быстрыми темпами стало развиваться учение о растениях-индикаторах, основы которого были заложены Ф. Клементсом (1928). Согласно этому учению, каждое растение является мерой условий среды и по его присутствию можно судить о характере данного местобитания. В СССР значительный вклад в индикационную ботанику внесли С. В. Викторов, В. В. Виноградов и созданные ими школы.

### Учение о жизненных формах растений

В первой половине XX в. наметились два принципа выделения жизненных форм. Согласно одному из них, оценивалась приспособленность растений к некоторым наиболее существенным факторам среды, например к режиму температуры и влажности. Особенно четко этот принцип был выражен в исследованиях датского ботаника К. Раункиера (1905—1913), подразделившего все растения на группы, в частности по признаку положения покоящихся почек, закладываемых на неблагоприятный период. Эта система была несколько видоизменена И. К. Пачоским (1915), положившим в основу классификации не характер сохраняющихся на неблагоприятный период органов растений, а количество утрачиваемых. Согласно другому принципу, жизненные формы выделяли по совокупности всех особенностей, возникающих у растений в результате воздействий внешней среды. Такова, например, система О. Друде (1913).

В разработке системы жизненных форм советскими ботаниками наметились два основных направления — эколого-физиономическое и морфолого-биологическое. Применительно к еловым лесам первый аспект развивал В. Н. Сукачев, к различным типам пустынь — Б. А. Келлер и др. Представители морфолого-биологического направления характеризуют жизненные формы растений не только физиономически, но и по ряду биологических свойств — длительности жизни, форме роста, ритму развития и пр.

Развитие учения о жизненных формах привело прежде всего к уточнению самого понятия. Согласно И. Г. Серебрякову (1962), жизненная форма характеризуется с эколого-морфологических позиций своеобразным общим обликом (габитусом) определенной группы растений, возникающим в онтогенезе в результате их роста и развития в определенных условиях среды. Эта совокупность признаков исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям.

Создаются системы жизненных форм. Г. Элленбергер и Д. Меллер-Домбуа (1967) в отличие от К. Раункиера ввели более мелкие подразделения, основываясь на таких признаках растений, как строение побегов, форма листа, особенности подземных частей и т. д. На эволюционной основе строит систему жизненных форм И. Г. Серебряков, детально раз-

<sup>1</sup> Биосфера. Под ред. М. С. Гилярова. М., «Мир», 1972.



работавший представления об эволюции жизненных форм, включая вопросы генетической связи между ними, возникновение одного типа от другого и пр.

В учении о жизненных формах в настоящее время обособились две тенденции: стремление при разделении мира растений на жизненные формы охватить как можно больше признаков или же строить систему на одном или небольшом числе основных признаков.

Получило развитие и учение об экотипах, т. е. совокупности однородных, близких по происхождению популяций одного и того же вида, приспособленных к определенным условиям обитания. Само понятие экотипа было введено шведским ботаником Г. Турессоном (1922). Учение об экотипах затем углублялось, в том числе М. А. Розановой и Г. И. Поплавской (1948).

В фитоэкологических исследованиях наряду с наблюдениями все в большей степени начинает применяться эксперимент. Объектами таких исследований служили как дикие, так и культурные растения.

### Становление фитоценологии

Задачи фитоценологии были впервые сформулированы в России И. К. Пачоским в статье «Стадии развития флоры» (1891). Первоначально назвав новую науку флорологией, он в 1896 г. предложил для нее другое название — «фитосоциология». За рубежом термин «фитосоциология» появился значительно позже, во всяком случае не ранее 1917 г.

Пачоский, как и другие авторы, пользуясь термином фитосоциология, проводили далеко идущие аналогии между человеческим обществом и сообществами растений. Чтобы отмежеваться от этой неверной трактовки, советские ученые с начала 30-х годов XX в. отказались от неудачного термина и называли эту область экологии растений «фитоценологией».

В развитии фитоценологии существенную роль сыграли запросы практики, в частности необходимость рационального ведения лесного хозяйства. Подлинным создателем отечественного лесоведения можно считать Г. Ф. Морозова, издавшего в 1912 г. монографию «Учение о лесе». Морозов рассматривал лес как сложный комплекс растений, животных и соответствующих природных условий, который закономерно изменяется во времени и пространстве.

Первым методическим руководством по фитоценологии явилась работа А. Ф. Флерова и Б. А. Федченко «Пособие к изучению растительных сообществ Средней России» (1902). Позже группой известных фитоценологов и фитогеографов (В. Н. Сукачев, Н. А. Буш, А. Ф. Флеров и др.) были составлены «Предварительные программы для ботанико-географических исследований», изданные Вольным экономическим обществом (1909), где описаны методы изучения растительных сообществ лесов, болот, степей и водоемов.

Достойный последователь Г. Ф. Морозова, В. Н. Сукачев стал признанным главой отечественной фитоценологии. Уже в 1908 г. он дал определение основных понятий растительного сообщества и единиц растительных формаций. В 1915 г. вышли в свет важная теоретическая работа Сукачева «Введение в учение о растительных сообществах» и книга «Болота, их образование, развитие, свойства», ставшая образцом глубокого анализа динамики биоценоза и его сукцессионного развития. В эти же годы растительность лугов и степей исследовалась с фитоценологической точки зрения В. В. Алехиным (1900, 1916 и позднее). В 1921 г. вышла книга

**И. К. Пачоского «Основы фитосоциологии»**, ставшая на долгие годы настольным руководством фитоценологов.

Толчком к развитию фитоценологии на Западе послужил III Международный ботанический конгресс в Брюсселе (1910). На этом конгрессе были обсуждены важнейшие фитоценологические понятия — **формация, ассоциация, местообитание**, рассмотрены принципы классификации растительных сообществ, проблемы и методы картографирования, горизонтальная и вертикальная зональность растительности. На нем же были приняты определения **аутэкологии и синэкологии**. Вскоре в ряде стран возникли крупные научные школы. В Западной Европе ими стали **франко-швейцарская (или школа Цюрих—Монпелье) и шведская (упсальская)**. Представители первой школы начали публиковать построенные по единому плану описания растительных сообществ отдельных западноевропейских стран. При этом авторы уделяли достаточное внимание изучению территориальных комплексов отдельных сообществ в связи с климатическими и другими экологическими условиями, а также сукцессионным изменениям.

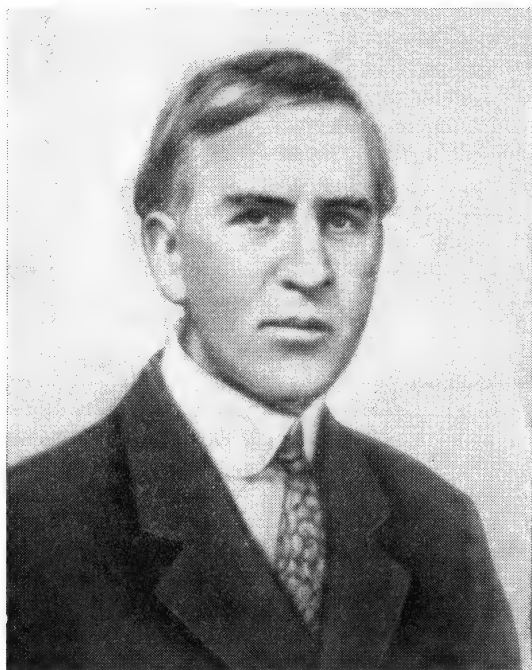
Отличительной чертой работ скандинавских геоботаников шведской школы стало **точное описание структуры фитоценозов**. Основу этих описаний составили **отдельные ярусы и свойственные им доминирующие, а также константные (встречающиеся на большей части территории данного сообщества) виды**. Для скандинавской школы характерно также выделение очень **мелких таксономических единиц (социаций)**.

Широкое распространение во многих странах получили теоретические воззрения **англо-американской школы**, связанные с задачами освоения вновь заселяемых районов. Отправным моментом для ее создания послужили работы **Ф. Клементса (1916) и А. Тенсли (1920)**.

Ведущей идеей Клементса было представление об **экологической сукцессии и климаксе**, т. е. завершающей сукцессию растительной формации, адекватной климатическим условиям данной местности. По Клементсу, климакс настолько стабилизирован, что может возобновить свое развитие лишь под воздействием чисто внешних причин — **нового изменения климата, влияния животных, человека, появления новых видов растений**. С указанными представлениями Клементса тесно связано его понимание сообщества как **сверхорганизма**: по Клементсу, сообщества проходят те же стадии — от зарождения до гибели, что и отдельные организмы. На теоретическую и фактическую несостоятельность подобной концепции, основанной на поверхностной аналогии, обращал внимание еще **Д. Н. Кашкаров (1938)**. Несмотря на указанные теоретические недостатки, многое в работах Клементса представляет **бесспорный интерес и заслуживает изучения и использования**. Вообще динамичность выгодно отличает **англо-американское направление в геоботанике** от более или менее статичных воззрений других европейских экологов. Положительной чертой **полевых исследований американских геоботаников** является и то, что в них **учитывается специфика условий обитания, роль животных в жизни растительных группировок, широко используются виды и сообщества-индикаторы**. Широко развивается **картографирование растительного покрова, особенно успешно во Франции, в США и в СССР**<sup>1</sup>.

В последние десятилетия в исследованиях по **экологии растений и фитоценологии**, как и в **экологии животных**, обнаружилось **новые тенденции**. Из трех основных направлений экологии — **экологии особей, по-**

<sup>1</sup> **С. А. Грибова, Т. И. Исаченко**. Картирование растительности в съемочных масштабах. — В кн. «Полевая геоботаника», т. IV. Л., «Наука», 1972.



**ФРЕДЕРИК ЭДВАРД  
КЛЕМЕНТС**  
(1874—1945)

пуляций и сообществ — на первое место по интенсивности изучения вышла экология популяций. Особое развитие получили вопросы возрастного состава популяций и их классификации.

Были достигнуты значительные успехи в изучении жизненных форм растений на эколого-морфологической основе. В исследовании влияний различных факторов среды все большее значение приобретало познание физиологической основы реакций организмов на засоление, низкие температуры и прочие факторы (см. главу 5). Возродился интерес к вопросу о непрерывности (континууме) или прерывистости растительного покрова.

Прогресс учения об индикации выразился в том, что в качестве индикаторов стали использоваться и сообщества, и отдельные виды растений, и даже частные особенности того или иного вида. Объектом индикации служат свойства почв и грунтов, уровень, глубина залегания, степень и характер засоления грунтовых вод, наличие определенных элементов и их соединений и многие другие показатели.

Представление о виде как сложной полиморфной системе, состоящей из групп различного объема, возникло в популяционной ботанике. Помимо морфолого-географического и чисто морфологического принципов выделения таких групп широкое применение получил эколого-географический критерий, оказавшийся наиболее плодотворным. Рассматривая растительные сообщества в неразрывной связи с условиями среды и занимаемой ими территорией, стало возможно в значительной степени объективно выделить внутривидовые группы — популяции.

В последнее время установлено существование ряда типов популяций — экотипов различного ранга: климатические (или географические) — наиболее крупные экотипы, каждый из которых занимает особую часть ареала вида, отличающуюся от соседних климатическими и другими осо-

бенностями среды; эдафические, связанные с различными почвенно-грунтовыми условиями, существующими в пределах одного климатического экотипа; наконец, ценотические, различающиеся по особенностям растительного покрова и выделяемые в пределах эдафических экотипов (А. А. Корчагин, 1964). Эта система соподчиненных единиц позволяет связать внутривидовые группировки с определенными условиями существования.

Детально разрабатывались также вопросы возрастного состава популяций (Т. А. Работнов, 1950, 1964). Были созданы новые методы изучения возрастного состава травянистых и полукустарниковых растений, детализированы возрастные стадии, установлена экологическая неравноценность особей разных возрастных групп. Последняя проявляется в том, что воздействие внешних условий, например выпаса, по-разному отзывается на различных возрастных группах одного и того же вида, и возрастной состав популяции изменяется в зависимости от интенсивности воздействия условий (Н. В. Трулевич, 1960).

Последние десятилетия характеризуются дальнейшим сближением экологии растений с физиологией (см. главу 5). При изучении реакции растений на пребывание в экстремальных условиях внимание исследователей концентрируется не только на морфо-экологических особенностях растений, свойственных холодным, засоленным или засушливым местобитаниям, но и на особенностях их физиологического режима.

При исследовании как растительных сообществ в целом, так и их частей (синузий, ярусов и пр.) и отдельных видов растений стало уделяться значительное внимание учетам продукции растительной массы. Интерес к этим вопросам особенно усилился в связи с проведением Международной биологической программы, которая предусматривала изучение не только запасов растительной массы и ее продукции, но и интенсивности процессов, влияющих на ее накопление, потребление и распад, а также на установление роли различных сообществ, групп организмов и отдельных видов в преобразовании потока энергии, поступающего на Землю. Одним из крупнейших достижений в этом направлении явилась сводка<sup>1</sup>, позволяющая оценить роль растительности различных зон и подзон земного шара в накоплении органического вещества. Получение таких данных дает возможность выявить основные закономерности в распределении растительной массы и ее продукции по земному шару. Были сделаны попытки подсчета биомассы и продукции наземных и водных растений (и животных) по географическим зонам (И. А. Суетова, 1973).

В связи с развитием этого направления исследований, естественно, все большее значение приобретает разработка количественных методов в экологии растений и в исследовании растительных сообществ. В последнее время особенно усиленно развиваются так называемые бесплощадочные методы учета растений — оценка расстояний между особями, метод модельных растений и т. д. С применением количественных методов тесно связано использование в экологических и фитоценологических исследованиях математики. Во-первых, это использование статистических методов. Оно позволяет установить достоверность полученных результатов, определить репрезентативность (характерность) выборки из материалов, проверить распределение получаемых величин соответственно закону случай-

<sup>1</sup> Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности земного шара. М.—Л., «Наука», 1965.

ности и пр. Разработка статистических методов в свою очередь требует усовершенствования методики полевых работ, в частности метода отбора образцов. Во-вторых, это применение методов теории информации, позволяющих установить связи между процессами и компонентами и оценить степень их взаимного влияния. В-третьих, построение моделей. В настоящее время предпринимаются попытки создать математическую модель фитоценоза и биоценоза; однако такие модели не отображают действительного положения вещей с достаточной полнотой. Есть основания считать, что этот последний из трех путей применения математики, несмотря на скромность достигнутых успехов, наиболее перспективный<sup>1</sup>.

Для современного этапа индикационных исследований характерны: проникновение методов индикации в так называемые «закрытые» ландшафты, в которых сомкнутый растительный покров препятствует непосредственному наблюдению за рельефом и поверхностью почвы; переход к так называемой ландшафтной индикации, при которой видимые особенности ландшафта в целом, включая и отличительные признаки растительного покрова, служат для индикации особенностей ландшафта, не доступных для непосредственного наблюдения<sup>2</sup>.

### Фитоценология в СССР

В формировании советской геоботаники, согласно А. П. Шенникову (1937), можно различать три основных этапа. В первые годы после Великой Октябрьской социалистической революции (1917—1924) вполне определились основные направления «фитосоциологии», наметившиеся еще в предреволюционном десятилетии. С переходом к социалистической реконструкции народного хозяйства начался второй период в развитии отечественной геоботаники, когда изучение растительных сообществ приобрело чрезвычайно широкие масштабы. Их результаты, а также критическое освоение зарубежного опыта послужили сильным толчком для дальнейшего развития геоботаники.

Большая заслуга в развитии советской фитоценологии принадлежит Г. Ф. Морозову, В. Н. Сукачеву и В. В. Алехину. Будучи профессором Ленинградского университета и Лесотехнической академии, В. Н. Сукачев сыграл выдающуюся роль в подготовке кадров геоботаников и лесоводов. Главой московской школы геоботаников, сложившейся в университете, был В. В. Алехин, известный знаток степной растительности и крупный теоретик. На базе изучения лугов оформились также школы А. П. Шенникова, Л. Г. Раменского, Т. А. Работнова. Оригинальные научные направления развивали геоботаники А. А. Гроссгейм, А. Я. Гордягин и др.

К числу наиболее быстро и плодотворно развивавшихся разделов фитоценологии относилось изучение лесных сообществ. Оригинальное направление лесной типологии развивалось на Украине и на Дальнем Востоке. Советские ученые деятельно исследовали важнейшие особенности структуры лесных фитоценозов, их связь с условиями произрастания, трансформацию последних группировками растений, специфику внутривидовых и межвидовых взаимоотношений компонентов лесных ценозов,

<sup>1</sup> См.: В. И. Василевич. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969; П. Грейг-Смит. Количественная экология растений. М., «Мир», 1967.

<sup>2</sup> См.: С. В. Викторов, Е. А. Востокова, Д. Д. Вышивкин. Введение в индикационную геоботанику. Изд-во МГУ, 1962; Е. А. Востокова. Характерные черты ландшафтно-гидроиндикационных исследований.— В сб. «Проблемы освоения пустынь», № 2. Ашхабад, 1971.

естественное возобновление лесных насаждений, динамику сообществ под влиянием внутренних и внешних факторов и пр.

Большое значение приобрело понятие о консорциях как одной из основных структурных категорий фитоценоза и биоценоза в целом. Под консорцией понимается совокупность самостоятельно растущего ассимилирующего растения (индивидуума — индивидуальная консорция и популяции вида — популяционная консорция) со всеми организмами (консортиями), связанными с этим растением. Связи консортов с растением — ядром консорции могут быть трофическими, топическими, фабрическими и форическими. Они могут простираются за пределы одного биоценоза. Один консорт может иметь консортивные связи с несколькими ядрами консорций. Учение о консорциях помогает вскрыть многообразные связи в биоценозе (А. Г. Воронов, 1974).

Почти во всех ландшафтно-географических зонах Советского Союза — от тундры до пустынь и гор Средней Азии — изучались кормовые ресурсы. В результате в геоботанике возникли специальные отрасли — луговедение, болотоведение, тундроведение и т. д. Особое внимание привлекли искусственные растительные сообщества — агроценозы, или агрофитоценозы. Роль человека в их возникновении, особенности их строения и закономерности существования служат предметом специальных исследований<sup>1</sup>.

Фитоценологическое изучение растительного покрова потребовало развития геоботанического картирования. Центром этого направления стал Ботанический институт АН СССР, где были созданы уникальные геоботанические карты СССР. Исходными данными послужили материалы, собранные многочисленными экспедициями.

Успехи в изучении конкретных фитоценозов создали основу для широких теоретических обобщений. Развиваются и детализируются представления о динамике растительности. Различают динамику фитоценоза (без смены эдификаторов) — суточную, возрастную, сезонную (И. В. Борисова, 1972), разнородную, или флуктуационную (Т. А. Работнов, 1972) и динамику растительного покрова — смену одного сообщества другим (включающую обратимые смены и смены необратимые — сукцессии). Особенно детально исследуются начальные этапы становления растительных сообществ (В. Д. Александрова, 1969).

Для советской геоботанической науки характерны последовательный экологический подход к изучению сообществ в их связи с условиями существования; выделение доминантов и эдификаторов как видов, оказывающих существенное влияние на жизнь сообществ; исследование структурных особенностей сообщества, особенно ярусности и характера сезонной цикличности растительного покрова; разработка стройной системы таксономических единиц. Методы исследования компонентов растительного покрова дифференцируются по зонам и типам биогеоценозов. Элементы географической среды, равно как и систематические группы растений, изучаются не в отрыве друг от друга, а в качестве сочленов единства, каким являются биогеоценозы<sup>2</sup>.

Особняком среди большинства отечественных и зарубежных фитоценологов стоял Л. Г. Раменский (1925, 1929, 1937 и позднее). Он развивал идею о непрерывности растительного покрова, о постепенном переходе одного фитоценоза в другой. Подобный взгляд на растительный

<sup>1</sup> См.: М. В. Марков. Агрофитоценология. Изд-во Казанск. ун-та, 1972.

<sup>2</sup> Программа и методика биогеоценологических исследований. М., «Наука», 1974.

покров как на единое целое, не расчлененное на сообщества, получил название учения о континууме (непрерывности) растительного покрова. В настоящее время он разрабатывается многими учеными.

Континуум рассматривается как пространственный (плавные переходы от одной комбинации растений к другой, от одного из многообразных и неповторимых сочетаний растений к другому) и как временной (плавные переходы от одного сочетания видов растений к другому во времени).

В то же время некоторые исследователи продолжают стоять на точке зрения дискретности растительного покрова. Наличие сравнительно резких переходов от одного сообщества к другому они объясняют крутыми перепадами во внешней среде, средообразующим влиянием и конкурентными отношениями доминирующих видов, переломными точками в изменении непосредственно действующих режимов, наличием исторически сложившихся синузий (объединений экологически сходных форм в пределах фитоценоза) и их сочетаний в пределах фитоценозов. Вероятно, в растительном покрове наблюдается сочетание непрерывности с относительной дискретностью.

В советской фитоценологии наряду с описательными и аналитическими исследованиями, основанными на обычных методах полевой геоботаники, нашел также успешное применение экспериментальный подход в изучении взаимодействия компонентов фитоценозов. Начало экспериментальной геоботаники было положено работами А. П. Шенникова (1921) и В. Н. Сукачева (1925).

Много ценных сведений дало и стационарное изучение строения, формирования, динамики и продуктивности фитоценозов, проводившееся в заповедниках и на биологических станциях. Как и в экологии животных, стационарные полевые геоботанические исследования оказались значительно эффективнее экспедиционных на этапе, когда потребовались детальный анализ внутренних механизмов фитоценологии и знание экологии отдельных видов растений.

\* \* \*

Основной задачей экологии на данном этапе является реконструкция биосферы Земли. Эта задача реализуется по линии повышения продуктивности природных растительных ресурсов, создания искусственных высокопродуктивных биогеоценозов, использующих данную площадь с большей полнотой по сравнению с одновидовыми посевами и посадками, рекультивации бросовых земель, борьбы с вредными организмами (сорняками, возбудителями болезней) и т. д. Экология принимает также активное участие в создании замкнутых систем, включающих растительные организмы, необходимые для космических исследований (см. главу 28).

Так как первичными продуцентами органического вещества являются растения, то единственный способ повышения биологической производительности Земли состоит в расширении ее зеленого покрова. Этого можно достичь путем всемерного ограничения истребления лесов и организации охраны природы в широком смысле (см. главу 27). Важным средством увеличения биологической производительности является также интродукция и численное увеличение тех видов зеленых растений, которые обладают особенно высокими фотосинтетическими способностями.



## Глава 9. ГИДРОБИОЛОГИЯ

### Начальный период становления гидробиологии моря

Гидробиология к началу нашего века еще не была четко определившейся наукой. Однако к этому времени уже были накоплены обширные сведения, характеризующие фауну и флору морей, и, что не менее важно, многочисленные экспедиции, во многих из которых участвовали натуралисты, заложили основу океанологии (океанографии)<sup>1</sup>.

Особенно велико научное значение экспедиции на корвете «Челленджер», которой руководил профессор зоологии Эдинбургского университета С. В. Томпсон. Экспедиция продолжалась с 21 декабря 1872 г. по 25 мая 1876 г. За это время в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах были созданы 362 глубоководных станции, что впервые позволило картировать отдельные районы океана. Дату основания первой станции «Челленджером» в Бискайском заливе — 30 декабря 1872 г. — принято считать днем рождения океанографии.

В числе трех научных сотрудников экспедиции был Дж. Меррей, ставший впоследствии крупнейшим океанологом. В начале XX в. он принял участие в атлантической экспедиции на норвежском судне «Михаил Сарс» и совместно с ихтиологом И. Иортом в 1912 г. опубликовал классическое руководство по океанографии «Глубины океана».

В обработке материалов, полученных за время экспедиции, участвовали специалисты многих стран. Так, три тома классической серии «Отчетов о научных результатах путешествия «Челленджера», публиковавшейся в Эдинбурге с 1880 по 1895 г. под редакцией Томпсона и Меррея, заняты итогами десятилетних трудов Э. Геккеля, обработавшего радиоларий и описавшего 4318 их видов. Экспедиция «Челленджера» показала неправильность представлений о безжизненности глубинных вод моря. С глубин до 5770 м были добыты многие представители пелагической и донной фауны. Однако еще долгое время существовало мнение о невозможности жизни ниже 6000 м, опровергнутое лишь тралениями на глубинах 10—11 тыс. м, выполненными советскими экспедициями на «Витязе» в 1949 и в последующие годы и датской кругосветной экспедицией на «Галатее» в 1950—1952 гг. (Л. А. Зенкевич<sup>2</sup>, 1959).

Из многих последующих экспедиций упомянем атлантическую немецкую экспедицию В. Гензена на судне «Националь» в 1889 г., во время которой впервые были применены количественные методы изучения планктона и было показано, что он имеет наибольшую плотность в высоких широтах. Большой интерес вызвали результаты черноморских экспедиций (1890—1892) с участием Н. И. Андрусова, А. А. Лебединского, А. А. Осроумова, открывших, что воды Черного моря, начиная с глубин 100—

<sup>1</sup> Принятый у нас термин «океанология» мало распространен в зарубежных странах, где тот же смысл придается более старому названию «океанография».

<sup>2</sup> За труд «Биология морей СССР» (1963) Л. А. Зенкевич был удостоен в 1965 г. Ленинской премии.

200 м, лишены кислорода и содержат сероводород. В конце XIX в. (1893—1896) происходил знаменитый ледовый дрейф «Фрама» Ф. Нансена. В этот же период были начаты экспедиции в Средиземное море и северную Атлантику известного океанографа — Монакского князя Альберта, основателя Океанографического института в Париже, Океанографического музея и лаборатории в Монако, где в 1966 г. при участии представителей СССР состоялся I Международный конгресс по истории океанографии. Крупное значение имели также гидрологические, ихтиологические и научно-промысловые экспедиционные исследования Н. М. Книповича на судне «Андрей Первозванный», начатые в 1889 г. Книпович описал гидрологический режим всего Баренцова моря и открыл в нем огромные, до того не известные скопления промысловых рыб. Не менее результативными были его экспедиции 20-х годов по изучению Черного, Азовского и Каспийского морей. Сведения о крупнейших океанографах и гидробиологах моря содержатся во многих работах <sup>1</sup>.

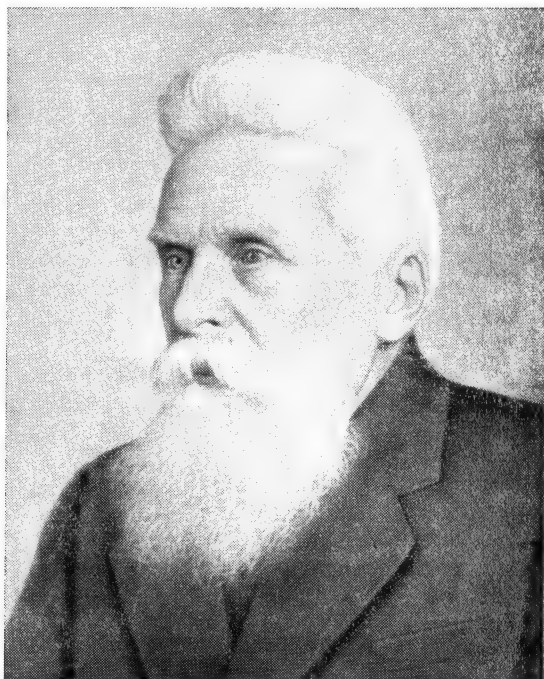
Изучение морских организмов было облегчено созданием морских биологических станций, многие из которых стали к нашему времени крупными центрами морской гидробиологии. Организации станций способствовал расцвет в 60—80-х годах прошлого века эволюционно-зоологических и эмбриологических исследований (прежде всего А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова).

Первая биологическая станция, именовавшаяся первоначально «Лабораторией морской зоологии и физиологии», была создана В. Костом в 1859 г. на Атлантическом побережье Франции, в Конкарно. В 1869 г. по инициативе Н. Н. Миклухо-Маклая, который в первый период своей научной деятельности проводил эволюционно-зоологические исследования морских животных, Второй съезд русских естествоиспытателей и врачей в Одессе принял решение о создании русских морских биологических станций. Новороссийское (Одесское) общество естествоиспытателей, в состав которого в то время входили И. М. Сеченов, И. И. Мечников, А. О. Ковалевский, В. В. Зеленский и Л. С. Ценковский, в 1871 г. положило начало организации Севастопольской биологической станции, которая в 1963 г. вместе с Одесской и Карадагской станциями была преобразована в Институт биологии южных морей АН УССР (ИНБИОМ) — один из крупнейших гидробиологических институтов нашего времени. В 1872 г. французским зоологом А. Лаказ-Дютье была создана действующая и поныне морская биологическая станция в Роскофе (Бретань, Франция). Известна успешная деятельность Неаполитанской зоологической станции, основанной в 1872 г. немецким зоологом А. Дорном.

Большие заслуги в развитии морских гидробиологических работ, стимулированных интересами рыбного хозяйства, принадлежат Университету в Киле (ФРГ), теснейшим образом связанному с Лабораторией морских исследований и Комиссией по изучению немецких морей, существующими с 1870 г., а также с организованной в 1892 г. Биологической станцией на о-ве Гельголанд (ФРГ), ставшей базой морских исследований немецких зоологов.

В 1875 г. в Вудс-Холе (штат Массачусетс, США) Рыбохозяйственная комиссия США организовала биостанцию, а через три года Бостонская женская образовательная ассоциация — Морскую биологическую лабораторию. Вудс-Холская лаборатория, в большой степени способствовавшая

<sup>1</sup> См., например: *T. W. Vaughan. International aspects of oceanography. Washington, 1937; M. Deacon. Scientists and the sea, 1650—1900. N.—Y., 1971.*



НИКОЛАЙ  
МИХАЙЛОВИЧ  
КНИРОВИЧ  
(1862—1939)

развитию экспериментально-биологических исследований Ж. Лёба, Ф. Лилли, Э. Вильсона и многих других, широко известна также благодаря издаваемому с 1898 г. журналу «Biological bulletin». В 1930 г. там же начал работать Вудс-Холский океанографический институт.

В 1881 г. по инициативе Н. Вагнера Петербургское общество естествоиспытателей учредило на Белом море Соловецкую биологическую станцию, на базе которой возник затем Мурманский биологический институт АН СССР. В 1884 г. в Великобритании при активном участии зоологов Э. Р. Ланкестера и Т. Гексли была организована Морская биологическая ассоциация с лабораториями в Плимуте, которая уже долгое время относится к главным мировым центрам морских гидробиологических исследований.

Экспедиционные исследования XIX в., как и большая часть деятельности возникших в то время биостанций, в большей мере составляют предысторию, чем историю гидробиологии, поскольку в то время на море велись преимущественно зоологические и ботанические исследования. Только по мере развития знаний и в немалой степени благодаря нуждам практики рыбного хозяйства и охраны вод от загрязнения внимание перекладывалось на явления, изучение которых можно и следует относить к гидробиологии, т. е. к экологии водных организмов и их сообществ.

Известно, какое большое значение для формирования не только гидробиологии, но и экологии в целом имела работа немецкого зоолога К. Мебиуса «Устрицы и устричное хозяйство» (1877), в которой впервые был предложен термин «биоценоз». В отечественной гидробиологии значение понятия «биоценоз» было вполне оценено С. А. Зерновым (1913) и К. М. Дерюгиным (1915).

## Исследования планктона

Термин «планктон» был впервые предложен немецким физиологом В. Гензеном (1887) для обозначения специфической для водной среды формы жизни и быстро вошел во всеобщее употребление<sup>1</sup>. До работ Гензена планктон называли немецким словом *Auftrieb* (сброс, выброс) и уже вели изучение систематического положения и морфологических особенностей планктонных организмов. Еще в 1843 г. на о-ве Гельголанд И. Мюллер изучал «чудесный пелагический мир» Северного моря, пользуясь планктонной сетью. Позднее датский натуралист П. Э. Мюллер (1870) обнаружил, что прозрачные воды швейцарских озер не безжизненны, а населены характерным и специфическим пелагическим сообществом.

Гензен поставил перед исследованиями планктона новые цели. По его мнению, следует с помощью разработанных и испытанных им методов устанавливать количество планктонных организмов и проследивать его изменения в зависимости от времени и места наблюдений. Поставленные Гензеном задачи количественных исследований казались его современникам слишком дерзкими. Возникла резкая полемика с Э. Геккелем, который, в частности, считал необоснованными выводы Гензена о бедности планктоном тропических морей. В последующие годы планктонология (термин Э. Геккеля, 1890), которую первоначально нередко отождествляли с гидробиологией в целом, стала развиваться быстрыми темпами. Знаменательно, что старейший гидробиологический журнал в первые годы (1906—1922) носил название «Архив гидробиологии и планктоноведения» (*Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde*).

В 1906 г. была опубликована книга С. Апштейна «Планктон пресных вод». Примененная Апштейном удобная для пресных вод модель планктонной сети используется и по сей день под названием «сеть Апштейна». Позднее обзор состояния учения о планктоне дал А. Штеуер (1910).

Новый этап изучения планктона был начат исследованиями немецкого гидробиолога Г. Ломана, который в 1903 г. применил центрифугирование воды для сбора не удерживаемых планктонной сетью мельчайших представителей планктона. Он убедительно показал, что эта фракция планктона, названная в 1909 г. нанопланктоном (или наннопланктоном), по своей общей биомассе часто превосходит сетной планктон. Значение открытия Ломана еще более возросло, когда выяснилось, что по величине продукции, зависящей от скорости роста и размножения организмов, относительная роль нанопланктона особенно велика. Для сбора нанопланктона помимо центрифужного были предложены и другие методы — фильтрация через мембранные фильтры, отстаивание проб, применяемые и в настоящее время при изучении фитопланктона и мелкого зоопланктона (простейшие, коловратки и др.). За 90 лет количественных исследований планктона методика их сильно усложнилась<sup>2</sup>.

До сих пор продолжают привлекать внимание гидробиологов суточные вертикальные миграции зоопланктона. Несмотря на обширную литературу по этому вопросу, рассмотренному Дж. Кушингом (1951), до последнего

<sup>1</sup> Первоначально В. Гензен относил к планктону все взвешенные в воде частицы, как живые, так и мертвые, которые теперь обозначают термином «сестон», предложенным в 1912 г. Р. Кольквицем.

<sup>2</sup> Полный обзор методов изучения планктона дан И. А. Киселевым в первом томе «Планктона морей и континентальных вод». Л., «Наука», 1969.

времени выдвигаются новые толкования биологического смысла и механизма этого грандиозного по масштабам биологического явления. Так, Я. Мак Ларен (1963) видит биологический смысл миграции в том, что после ночного периода питания более низкая температура на глубине способствует более эффективному использованию пищи для роста. В классических исследованиях датского гидробиолога С. Везенберг-Лунда (1910) детально прослежен цикломорфоз, свойственный многим представителям пресноводного планктона, обнаруживающим закономерные сезонные изменения формы тела. Это изучавшееся многими авторами явление приписывали действию таких факторов, как температура, плотность и вязкость воды, условия питания. В самое последнее время цикломорфоз, как и малые размеры и прозрачность планктонных животных, начинают рассматривать как приспособление, снижающее вероятность гибели от хищников. Иной была научная судьба исследований локальных различий формы тела и строения дафний из разных водоемов, долгое время проводившихся Р. Вольтереком. Результаты наблюдений и опытов Вольтерека (1920, 1925—1930), в свое время вызвавшие большой интерес у широкого круга биологов благодаря затронутым в них вопросам о влиянии условий обитания на видообразование, ждут истолкования с позиции современной генетики. Многие другие вопросы, связанные с изучением пресноводного планктона, изложены В. И. Рыловым (1935), Д. Хатчинсоном (1967) и И. А. Киселевым (1969).

### Гидробиология пресных вод

Гидробиологические работы на пресных водах, не требующие дорогостоящих и крупномасштабных экспедиций, первоначально осуществлялись главным образом отдельными биологами. Широко известны многолетние исследования швейцарским зоологом А. Форелем Женевского озера, завершившиеся опубликованием классического труда «Женевское озеро» (первый том — 1892, второй — 1895 и третий — 1905), а также «Руководства по озероведению» (1901). Форель безоговорочно признан основателем лимнологии. Он настойчиво подчеркивал комплексный или, лучше сказать, синтетический характер этой науки и образно определил ее содержание как «океанографию озер». Считая, что «во всех отношениях озеро есть резко охарактеризованный географический индивидуум», Форель охотно, особенно по отношению к биологии озера, употреблял слово микрокосм. Интересна преемственность общетеоретических представлений Фореля и американского гидробиолога С. А. Форбса, работа которого «Озеро как микрокосм» (1887) неизменно цитируется в руководствах по экологии как классический труд раннего периода формирования общеэкологических представлений.

Многие страницы из «Руководства по озероведению» Фореля звучат вполне современно. Не следует, однако, забывать, что их автор не мог вкладывать в них того богатого содержания, которое в наши дни связано с понятием экосистема. Форбс, воодушевленный дарвинизмом, трактовал взаимозависимость организмов в природе в духе всеобщих сложных связей и приспособлений жертв и их потребителей и не обсуждал (хотя, возможно, и подразумевал) функциональную роль жизни в процессах круговорота веществ. Форель в соответствии с традициями географии и описательной биологии его времени понимал изучение как описание, сравнение и обобщение. Тем не менее взятые в исторической перспективе взгляды Фореля прогрессивны. Они оказали большое влияние на развитие общих гидробиологических представлений.

В период становления гидробиологии пресных вод большое значение имела деятельность немецкого исследователя О. Захариаса, под редакцией которого в 1891 г. вышел в свет объемистый труд «Животный и растительный мир пресных вод». Это двухтомное издание открывается вводной статьей Фореля, а затем идут статьи об отдельных систематических группах пресноводных организмов. В том же году начала работать организованная Захариасом биостанция на оз. Плен в Северной Гольштинии (ФРГ), которую принято считать первой пресноводной гидробиологической станцией. Значение этой биостанции быстро росло. Направление ее работ надолго определилось пониманием Захариасом задач биологии пресных вод. Он резко восставал против мнения, что в интересах рыбного хозяйства биологи должны ограничиваться изучением питания рыб, и защищал необходимость детальных сравнительных исследований фауны и систематики пресноводных животных, биологических особенностей и приспособлений отдельных видов.

Ставя такие вопросы, Захариас, возможно, отвлек внимание от непосредственного исследования процессов биотического круговорота, от применения к изучению вод физиологических представлений. А это направление исследований уже зародилось, в чем убеждает опубликованная в 1907 г. книга К. Кнауэ «Пресные воды», автор которой стремился рассматривать вопросы гидрохимии и биологии вод в тесной связи друг с другом и с интересами прудового рыбного хозяйства. Он ставил такие актуальные и в наше время вопросы, как значение фотосинтеза фитопланктона для продуктивности прудов и процессов самоочищения и некоторые другие, долгое время остававшиеся вне поля зрения гидробиологов академического направления.

Практически одновременно Отдел ихтиологии Русского общества акклиматизации животных и растений, председателем которого был Н. Ю. Зограф, открыл на оз. Глубоком (Московская обл.) Гидробиологическую станцию (1891), первым заведующим которой стал С. А. Зернов. Эта существующая и поныне станция сыграла видную роль в развитии гидробиологии в дореволюционной России и в СССР<sup>1</sup>.

С 1893 по 1905 г. вышло 12 томов «Трудов Пленской станции»; в 1906 г. «Труды» были преобразованы в журнал «Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde». Этот существующий и поныне первый гидробиологический журнал до смерти Захариаса в 1917 г. выходил под его редакцией. Видимо, только с появлением этого журнала и начавшего издаваться с 1908 г. под редакцией Р. Вольтерека международного журнала «Internationale Revue der gesamte Hydrobiologie und Hydrographie» получил широкое распространение термин «гидробиология», который ранее только sporadически появлялся в работах немецких авторов (А. Зелиго, 1890; О. Захариас, 1893). В то время Захариасом и другими авторами широко использовался термин «лимнология».

Согласно Форелю, лимнология — географическая наука, объединяющая физические, химические и биологические сведения об озере. И теперь лимнологию часто считают синонимом озероведения — науки, входящей вместе с учением о реках (потамологией) в гидрологию суши. Аналогично биоокеанологию (морскую гидробиологию) считают разделом океанологии. Есть и другое распространенное понимание содержания лимнологии. Например, в руководстве по лимнологии П. С. Уэлча (1952) сказано: «Лимнологию обычно определяют как научную отрасль, занятую биологи-

<sup>1</sup> См.: А. П. Щербаков. Озеро Глубокое. М., «Наука», 1967.



СЕРГЕЙ АЛЕКСЕЕВИЧ  
ЗЕРНОВ  
(1871—1945)

ческой продуктивностью внутренних вод и причинами, ее обуславливающими», т. е. как синоним гидробиологии внутренних вод (рек, озер, водохранилищ и пр.). В сходном широком смысле лимнология трактуется и в деятельности Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии, что было специально декларировано ее основателями.

Видимо, следует считаться с тем, что термину «лимнология» придается разный смысл, как и с тем, что между гидробиологией и гидрологией, т. е. океанологией и лимнологией, нельзя провести четких границ. Как бы ни решался этот вопрос, суть дела хорошо передают слова Н. М. Книповича: «Как не может быть настоящей гидробиологии без гидрологии, так не может быть вполне научной гидрологии без достаточного учета данных биологии вод»<sup>1</sup>. К тому же выводу можно прийти, если определить современную гидробиологию как науку о водных экосистемах, поскольку экосистема включает в себя как биологические, так и небιологические компоненты.

На современные представления и проблематику гидробиологии пресных вод большое влияние оказали работы пионера и классика американской лимнологии Э. Берджа и возглавлявшейся им школы лимнологов Висконсинского университета. На протяжении всей своей долгой жизни (Бердж умер в 1950 г. 99-ти лет от роду) Бердж стремился постигнуть законы, управляющие механизмом жизненных явлений в озерах. Каждое из них было в его глазах «природным единством» (unit of environment). Бердж одним из первых уже в 1875 г. начал изучать систематику и фауну ветвистоусых раков. В 1894—1897 гг. первоначально для выяснения условий, определяющих суточные вертикальные миграции зоопланктона, он вел детальные наблюдения на оз. Мендота (штат Висконсин, США). Полу-

<sup>1</sup> Н. М. Книпович. Гидрология морей и солоноватых вод. М.—Л., 1938, стр. 11.



ченные данные позволили впервые раскрыть значение ветра для температурного режима озера. Для обозначения промежуточного слоя температурного градиента Бердж предложил термин «термоклин». Позднее (1910) он ввел термины «эпи-» и «гиполимнион».

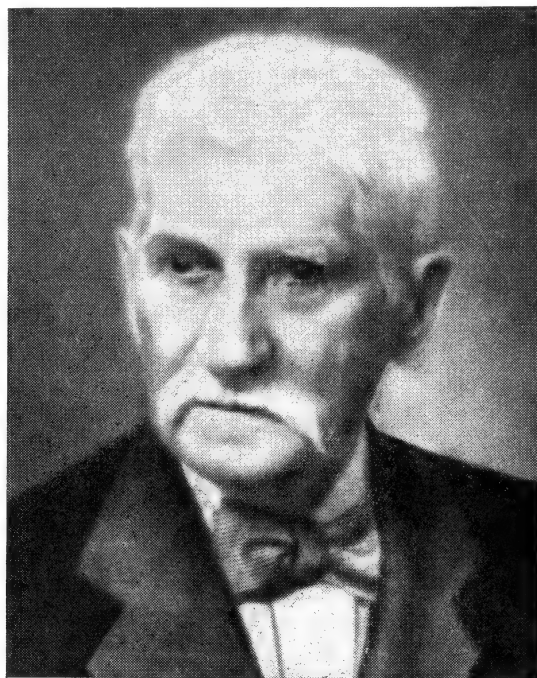
С 1900 г. началось исключительно тесное и плодотворное сотрудничество Берджа с Ч. Джудеем, продолжавшееся до смерти последнего в 1944 г. Коснемся лишь главнейших, считающихся классическими исследований этих двух ученых. Фундаментальное значение имело опубликованное ими в 1911 г. исследование газового режима озер, позволившее выяснить зависимость «дыхания озер» от биотических и абиотических факторов; начатые еще в 1912 г. исследования проникающей в воду радиации, выполненные с помощью оригинального прибора — пирлимометра, позволявшего измерять энергию радиации разных участков спектра; опубликованные в 1922 г. исследования планктона с применением не превзойденных по масштабам химических анализов органического вещества сетного и центрифужного планктона и растворенных в воде органических веществ, показавшие, что наибольшее количество органических веществ находится в растворенном виде. В последний период своей деятельности Бердж и Джудей (1930—1941) получили огромный сравнительный материал на 529 озерах северо-восточной части штата Висконсин и обнаружили ряд хорошо выраженных корреляционных связей между отдельными изученными компонентами<sup>1</sup>.

С общей точки зрения наиболее важно, что в работах висконсинской школы была продемонстрирована плодотворность «физиологического», по выражению Берджа, подхода к изучению водоема, имеющего целью выяснение законов, управляющих протекающими в нем процессами при данных условиях. Этот подход к гидробиологическим исследованиям в 30-е годы получил также развитие в работах лимнологической станции в Косине (СССР), которыми руководил Л. Л. Россоломо. В соответствии с выдвинутым Россоломо принципом балансового изучения явлений в озере, работы станции направлялись на выяснение значения каждого изучаемого явления для озера в целом. С этой точки зрения на станции успешно изучалась роль микробного населения воды и ила в процессах круговорота веществ в озере (С. И. Кузнецов), разрабатывались и применялись методы определения продукции макрофитов и зообентоса (Е. С. Боруцкий) и первичной продукции планктона (Г. Г. Винберг).

В начале 20-х годов в гидробиологии пресных вод создавались представления о трофических типах озер, которым долгое время уделялось много внимания главным образом в Германии, в скандинавских странах и в СССР. Ученые США и некоторые европейские гидробиологи (С. Везенберг-Лунд) учение о типах озер рассматривали как преждевременное обобщение недостаточного материала.

Учение о типах озер связано с именами А. Тинемана и Э. Наумана. Тинеман, по образованию зоолог, много сделал для систематики и фаунистики личинок хирономид — важного компонента пресноводного бентоса и зоогеографии пресноводных животных. Начиная с 1913 г. он разрабатывал основы типологии озер, различая типы озер прежде всего по руководящим видам донных животных. Состав руководящих видов в каждом озере зависит от господствующих в нем условий и в первую очередь от распределения по глубине растворенного в воде кислорода. Верти-

<sup>1</sup> Список работ Э. Берджа и Ч. Джудея, см. в библиографии, приложенной к некрологу Э. Берджа, опубликованному в «Archiv für Hydrobiologie», 1951, v. 45, 235.



ЭДВАРД АЗАЭЛ  
БЕРДЖ  
(1851—1950)

кальное распределение кислорода в свою очередь зависит от продуктивности озера. С 1917 г. в Швеции начали публиковаться работы ботаника и альголога Наумана, который подошел к классификации озер с иных позиций, руководствуясь главным образом степенью развития фитопланктона, прозорливо связывая ее с количеством поступающих в озеро биогенных элементов, зависящим от характера водосборной территории озера. На этой основе он строил свою концепцию «региональной лимнологии» (1932), основателем которой его справедливо считают. Заимствовав из болотоведения термины «евтрофный» и «олиготрофный», Науман применил их к высоко- и низкопродуктивным по фитопланктону озерам. Стремясь понять механизм явлений в водоеме, Науман не ограничивался сравнительными исследованиями озер. Он вел наблюдения за культурами пресноводных организмов и изучал питание планктонных животных, подчеркивая трофическую роль детрита.

Хотя Тинеман и Науман различали типы озер по разным признакам, оказалось возможным озера, названные Тинеманом балтийскими, или по характерному для них роду хирономид — хирономусными, отнести к евтрофным (по Науману), а озера субальпийские (танитарзовые, по Тинеману) — к олиготрофным (по Науману). Кроме этих двух основных типов «гармонических» озер Тинеман предложил различать третий — дистрофные озера, отличающиеся болотным питанием. Несмотря на существенные различия в воззрениях двух основателей типологии озер, принято говорить о классификации озер Тинемана — Наумана.

Объединению этих имен способствовало и то, что Тинеман и Науман были инициаторами создания, а затем идейными вдохновителями и руководителями Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии, учредительный съезд которой с участием представителей от СССР — С. А. Зернова и Н. К. Дексбаха — состоялся в 1922 г. в Киле.



**АВГУСТ ТИНЕМАН**  
(1882—1960)

Для уточнения принципов классификации озер много дали наблюдения Тинемана и австрийского лимнолога Ф. Руттнера во время экспедиции на озера Зондских островов (Ява, Суматра, Бали) в 1928—1929 гг.

В период с 1925 по 1940 г. главным образом в Германии и в скандинавских странах и позднее в ФРГ было предложено много вариантов классификации озер как по составу донного населения (главным образом личинок хирономид), так и по другим признакам. Много усилий, имевших лишь частичный успех, было направлено на поиски в составе фито- и зоопланктона видов-индикаторов типа озера. И. Лундбек (1934) убедительно показал, что среди олиготрофных по экологическим условиям озер нужно различать первично и вторично олиготрофные (эдафически- и морфометрически олиготрофные, по терминологии канадского гидробиолога Д. Роусона). Первые малопродуктивны, в то время как вторые, характеризующиеся большой средней глубиной и высокой прозрачностью воды, по продуктивности, отнесенной к единице поверхности, не отличаются от мезотрофных и даже от евтрофных озер, оставаясь по экологическим условиям сходными с первично олиготрофными озерами благодаря большому относительному объему гипolimниона.

Важно, что учение о типах озер органически включало в себя исторический момент — эволюцию озер от олиготрофного состояния к евтрофному. Реальность такого пути развития озер была доказана исследованиями остатков водных организмов в донных отложениях озер, проведенными Г. Гамсом и Е. Диви.

В разработке вопросов типологии и классификации озер активно участвовали советские гидробиологи. Так, значение для типологии водоемов активной реакции воды (рН) изучалось С. Н. Скадовским (Ленинская премия, 1930) — основателем эколого-физиологического направления в советской гидробиологии. Под его руководством на Звенигородской гидро-

физиологической станции в 20—30-е годы были развернуты лабораторные и полевые исследования зависимости пресноводных организмов от pH, К, CO<sub>2</sub> и других показателей среды обитания (И. Е. Амлинский, А. Л. Брюхатова, Н. С. Строганов, В. И. Олифан и др.). Системы классификации озер по комплексу их признаков рассматривались в трудах Н. К. Дексбаха, Я. Я. Цееба, Д. А. Ласточкина, П. Л. Пирожникова.

Работы по классификации и типологии озер существенно обогатили лимнологию и укрепили представление о водоеме как системе взаимозависимых явлений. Однако, несмотря на то, что основные представления о трофической градации озер и соответствующие им термины олиго-, мезо-, евтрофные, а также поли- или гипертрофные озера вошли во всеобщее употребление, до сих пор еще не существует единой и общепринятой системы классификации озер.

### Продукционно-биологические исследования

Уже первые работы по гидробиологии непосредственно или в перспективе отвечали интересам рыбного хозяйства. Так обстояло дело, например в Киле, где, как мы видели, в конце прошлого и в начале XX в. Мебиус, Гензен, Ломан и другие много сделали для развития основных представлений гидробиологии и количественных методов, столь необходимых для дальнейшего прогресса продукционно-биологических исследований. Главные проблемы таких исследований к тому времени уже были достаточно хорошо осознаны. В этом убеждает помимо уже упоминавшейся книги К. Кнауте (1907) монография Дж. Джонстона «Условия жизни в море» (1908). Рассматриваемые в ней вопросы «метаболизма» и «производительности» моря актуальны и в наше время. В этой работе еще нет столь привычных теперь терминов «биомасса» и «продукция», но уже есть отчетливое понимание содержания соответствующих им понятий.

Весьма важная роль в развитии продукционно-биологических исследований принадлежит Датской биологической станции в г. Нюпорте, основанной в 1889 г. Управлением рыбного хозяйства Дании, и в особенности работам С. Петерсена, директора и руководителя станции. В 1911 г. Петерсен предложил оригинальный прибор для взятия количественных проб бентоса, в настоящее время известный под названием «дночерпателя Петерсена». Открылась возможность количественных исследований бентоса.

В особенно большом масштабе систематические количественные исследования бентоса были выполнены на Баренцовом (под руководством Л. А. Зенкевича), Азовском (В. П. Воробьев) и других морях Советского Союза.

Одновременно с Петерсеном свою модель дночерпателя, наиболее пригодную для мягких озерных илов, предложил английский гидробиолог С. Экман (1911). Дночерпатель Экмана, усовершенствованный в 1922 г. Берджем, вошел в число стандартных лимнологических приборов. Большое влияние на последующие количественные исследования оказали работы И. Лундбека (1926) по бентосу северогерманских озер. Количественные данные по биомассе бентоса шведских озер позволили Г. Альму вывести F/B-коэффициент (Fisch/Boden), т. е. отношение веса годового улова рыб к весу бентоса. Этот коэффициент в предвоенные годы широко использовался при рыбохозяйственной оценке озер.

Существенный вклад в теорию продуктивности водных экосистем внес С. Петерсен (1918), который дал конкретный пример расчета соотноше-

ний звеньев пищевой цепи в изученном им районе моря. Основываясь на большом опыте работ Датской биологической станции, Петерсен заключил, что в каждом пищевом звене единица веса потребителя создается за счет десяти единиц пищи. Менее обоснованным было мнение Петерсена о том, что основой продуктивности изученных им районов служит морская трава — зостера, поступающая в пищевую цепь после отмирания и разложения в виде детрита.

По материалам Датской станции за 1909—1917 гг. П. Бойсен-Иенсен в 1919 г. опубликовал обширное исследование бентоса Лимнифьорда, новизна и принципиальное значение которого, как теперь ясно, не были в должной мере оценены в то время. Бойсен-Иенсен нашел способ расчета годовой продукции популяций бентосных животных и провел соответствующие расчеты для массовых видов бентоса Лимнифьорда. Однако только спустя три-четыре десятилетия его расчеты продукции начали входить в практику исследований морского бентоса. Независимо от Бойсен-Иенсена к тем же принципам определения продукции пресноводных бентосных животных пришел Е. В. Боруцкий в исследованиях продукции бентоса оз. Белого в Косине (1939).

С разъяснением содержания термина «продукция» в 1927 г. выступил немецкий ихтиолог Р. Демоль, опиравшийся на опыт прудового хозяйства Германии. Суммарный вес сообщества, отнесенный к единице поверхности или объема среды обитания, Демоль назвал биомассой. Он же отношение продукции к биомассе выразил в виде коэффициента  $P/V$ . Л. А. Зенкевич отнес  $P/V$ -коэффициент к продукции и биомассе отдельных видов и в этом понимании последний стал широко применяться наравне с английским термином «turnover rate» («скорость обращения»). Определение термина «продукция», сохранившее свое значение до настоящего времени, было дано Тинеманом (1931). По Тинеману, «продукция органического вещества биотопом на протяжении определенного времени представляет собой общее количество образованных в биотопе организмов и их экскретов». Теперь мы вместо слова «биотоп» сказали бы «экосистема».

Продукционно-биологические исследования получили новую прочную основу с распространением методов определения первичной продукции, т. е. скорости новообразования органических веществ фитопланктоном, по измерениям интенсивности фотосинтеза. Как теперь признано (Д. Хатчинсон, 1973), впервые это было сделано Г. Г. Винбергом в 1932 г. на оз. Белом. Тремя годами позднее Г. Райли, работавший под руководством Д. Хатчинсона на оз. Линслей Понд (штат Коннектикут, США), независимо от Винберга применил тот же метод, который начиная с первых послевоенных лет вошел в число общепринятых методов гидробиологических работ.

Впервые стало возможным первичную продукцию — основу всех последующих этапов продукционного процесса — выражать вполне определенными, строго сравнимыми величинами и количественно оценивать эффективность утилизации энергии солнечной радиации, достигающей поверхности водоема. В результате многих исследований выяснилось, что в наименее продуктивных северных олиготрофных озерах первичная продукция планктона, которую легко выразить в единицах энергии, составляет немногие десятки, в более продуктивных мезотрофных и во вторично олиготрофных озерах — до тысячи, а в наиболее продуктивных евтрофных озерах южных районов умеренной зоны — несколько тысяч ккал/м<sup>2</sup> в год. В тропиках первичная продукция наиболее продуктивных вод может превышать 20 тыс. ккал/м<sup>2</sup> в год. Сопоставления пер-

вичной продукции с выловом рыбы позволили судить об эффективности утилизации первичной продукции, которая наиболее высока в рыбохозяйственных прудах, значительно ниже в озерах и еще ниже в морях. Открылась возможность объективно оценивать эффективность рыбохозяйственных мероприятий, направленных на повышение первичной продукции, например путем удобрения прудов, или на повышение ее утилизации в нужном человеку направлении, например путем выращивания растительноядных рыб.

На новой основе была произведена классификация озер, принятая на XIII конгрессе Международной ассоциации лимнологов в Хельсинки (1956). В своих программных докладах В. Роде (Швеция), Г. Эльстер и В. Оле (ФРГ) единодушно пришли к заключению, что в основе подразделения озер на типы должна лежать величина их первичной продукции. Согласно Оле, для определения «биоактивности озера» в равной мере должна приниматься во внимание и суммарная деструкция, о которой судят по потреблению кислорода.

Систематические измерения первичной продукции морей, как и малопродуктивных пресных вод, стали возможными только после кругосветного плавания датского судна «Галатея» (1950—1951), на котором Е. Стеман-Нильсен впервые применил высокочувствительный радиоуглеродный метод для измерения интенсивности фотосинтеза планктона. Этот метод быстро вошел в обиход гидробиологических работ.

К настоящему времени благодаря международной кооперации морских исследований многих стран с активным участием советских гидробиологов (О. И. Кобленц-Мишке, Ю. И. Сорокин и многие др.) в самых различных точках Мирового океана произведены определения продукции, составлены детальные карты распределения первичной продукции и сделаны подсчеты суммарной продукции моря. Выяснилось, что прежние представления о более эффективном использовании солнечной радиации планктоном моря по сравнению с растительным покровом суши неверны. Благодаря малой продуктивности обширных центральных областей океанов средняя первичная продукция моря ниже средней первичной продукции растительности суши. В настоящее время уточняются абсолютные величины первичной продукции моря.

Учение о первичной продукции представляет собой обширную область гидробиологических исследований. Работами Г. С. Карзинкина, Г. Г. Винберга, В. А. Водяницкого в СССР, Д. Толлинга в Англии, Ч. Голдмана в США, В. Роде в Швеции, Р. Волленвейдера в Канаде и многих других в пресных водах, как и на море<sup>1</sup>, много сделано для выяснения зависимости первичной продукции от проникающей в воду солнечной радиации, от содержания в воде азота, фосфора и других биогенных элементов, от температуры и прочих условий. В повсеместное употребление для подсчета общей биомассы фитопланктона вошел спектрофотометрический метод определения содержания хлорофилла в планктоне. В лабораторных условиях и в природе изучаются соотношение интенсивности фотосинтеза и содержания хлорофилла (ассимиляционное число хлорофилла) и удельная скорость фотосинтеза, рассчитанная на единицу объема фитопланктона. Зависимость первичной продукции от условий уже настолько полно изучена, что в этой обширной, быстро развивающейся области гидробиологии стало успешно применяться математическое моделирование.

<sup>1</sup> См.: Ю. И. Сорокин. Первичная продукция морей и океанов.—Итоги науки и техники. Гидробиология, т. 1. М., ВИНТИ, 1973.



Принципиальное значение измерений первичной продукции для теории биологической продуктивности состоит в том, что они открыли возможность оценивать все этапы продукционного процесса в одних и тех же энергетических единицах. Это впервые сделал Джудей на материале исследований оз. Мендота в статье «Годовой энергетический бюджет одного озера» (1940), мировую же известность получила опубликованная в 1942 г. статья Р. Линдемана «Трофико-динамический аспект экологии». Линдеман воспользовался предложенным Джудеем методом расчета, применив его к собственным данным по оз. Чедар-Бог (США) и к величинам, характеризующим продуктивность Каспийского моря, опубликованным С. В. Бруевичем еще в 1939 г. Опираясь также на данные В. С. Ивлева об эффективности использования пищи водными животными, Линдеман показал, как надо применять впервые изложенную им концепцию его учителя Д. Хатчинсона о трофических уровнях использования энергии. Эта концепция была поддержана виднейшими экологами (Дж. Кларк, Е. и Г. Одумы и др.) и стала одной из основ не только гидробиологии, но и всей современной экологии в целом.

Распространению того же круга идей на морскую гидробиологию во многом способствовал Х. Харвей (1950). На материале исследований Плимутской морской лаборатории Харвей дал пример расчета «баланса жизни» под 1 м<sup>2</sup> поверхности моря. Собрав сведения о биомассе зоо- и фитопланктона, бактерий, рыб и т. д., а также об усвояемости пищи, интенсивности обмена и скорости роста организмов, Харвей сопоставил продукцию, траты на обмен, смертность по каждой выделенной им группе организмов. Работа Харвея стимулировала изучение вопросов питания, роста, обмена веществ и «энергетического баланса» у морских организмов и их функциональной роли в сообществе и экосистеме.

Несколько раньше началось эколого-физиологическое изучение планктонных животных. Укажем, например, известную серию многолетних детальных исследований по биологии важнейшего представителя морского зоопланктона *Calanus finmarchicus* шотландских биологов С. Маршала и Р. Орра (с конца 30-годов). Количественные закономерности трофических взаимоотношений фито- и зоопланктона обсуждены в работе «Количественная экология планктона восточной части Северной Атлантики» сотрудников Океанографического института в Вудс-Холе (США) — Г. Райли, Г. Стомела и Д. Бумпуса (1949). Первые итоги экспериментального изучения функций зоопланктона приведены в книге Дж. Раймонта (1963).

Те же задачи решаются в исследованиях планктонных экосистем, проводимых в СССР в Институте биологии южных морей АН УССР в Севастополе, в Институте океанологии АН СССР<sup>1</sup>, во Всесоюзном научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии и других рыбохозяйственных институтах. П. А. Моисеев (1969) показал, насколько тесно продукционно-гидробиологические исследования связаны с решением вопросов рациональной эксплуатации и управления биологическими ресурсами океана.

В гидробиологии пресных вод изучение трофических связей стимулировалось не только общетеоретическими соображениями, но и интересами рыбного хозяйства. Еще в 20-х годах в Институте рыбного хозяйства в Германии велись определения калорийности «кормовых организмов» и ско-

<sup>1</sup> См.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. Под ред. М. Е. Виноградова. М., «Наука», 1971.



рости потребления ими кислорода (Г. Генг, В. Шеперклаус). В СССР большая заслуга в организации экспериментального изучения питания пресноводных животных принадлежит Н. С. Гаевской. Другим центром эколого-физиологических исследований была кафедра гидробиологии Московского университета, которой с 1930 г. руководил С. Н. Скадовский.

В 60-е годы участие ряда коллективов гидробиологов в выполнении Международной биологической программы (МБП) направило внимание исследователей на количественное сопоставление отдельных уровней продукционного процесса в водоемах. Это в свою очередь способствовало изучению биологических особенностей массовых видов и созданию новых методов расчета продукции зоопланктона. Успешное подведение итоговых балансов биотической трансформации вещества и энергии оказалось возможным в значительной мере благодаря высокому уровню развития в Советском Союзе водной микробиологии, созданной в первую очередь работами С. И. Кузнецова, А. С. Разумова и А. Г. Родиной. Итоги работ советских гидробиологов по МБП опубликованы институтами-участниками в виде коллективных монографий об экосистемах изучавшихся водоемов.

Гидробиология пресных вод, как и гидробиология моря, вступила в настоящее время в период, когда решение основных стоящих перед ними задач требует не раздельного изучения планктона, бентоса и гидрохимии вод, а конкретных исследований количественными методами взаимозависимости всех элементов водных экосистем.

### **Значение гидробиологии для охраны чистоты вод**

Важным стимулом развития гидробиологии помимо интересов рыбного хозяйства, а часто и в связи с ними была необходимость охраны вод от загрязнения и решения вопросов, связанных с водоснабжением. К концу XIX в. выяснилось, во-первых, что состав водной флоры и фауны может служить для оценки качества вод и, во-вторых, что процесс самоочищения идет главным образом биологическим путем, а его агентами выступают водные организмы. На этой основе возник «микроскопический анализ вод». Руководства под этим названием вышли в 1898 г. в Германии (К. Мец) и в 1899 г. в США (Дж. Уиппл).

Биологический анализ вод (с включением в число видов-индикаторов качества воды макроскопических водных организмов) в начале XX в. был детально разработан альгологом Р. Кольквицем и зоологом М. Марсоном, создавшими учение о четырех классах «сапробности» вод. Эта система, первоначально разработанная применительно к загрязнению бытовыми сточными водами, применяется главным образом в странах Центральной Европы (ГДР, Чехословакия, ФРГ). Она неоднократно совершенствовалась многими авторами. Последний расширенный вариант списков видов-индикаторов, изложение нового варианта системы сапробности и ее защиту от критики находим в книге В. Сладечка (1973).

Существует множество других вариантов применения гидробиологических методов для оценки качества вод. В последнее время появилась тенденция выражать результаты биологических исследований в этой области в виде индексов разнообразия, сходства или различия, вычисляемых по результатам гидробиологических проб с помощью формул. Загрязнение промышленными отходами и различного рода пестицидами привело к широкому применению биологических испытаний на токсичность и развитию методов водной токсикологии (Н. С. Строганов, Э. А. Веселов).

Вопрос о биологическом механизме самоочищения выходит за рамки «санитарной гидробиологии» и тесно смыкается с изучением «культурного евтрофирования» вод. В последние десятилетия накоплено огромное количество наблюдений, показывающих, что в густонаселенных, промышленно развитых странах в первую очередь повышается первичная продукция озер. При этом возникает или усиливается «цветение воды» за счет массового размножения колониальных синезеленых водорослей, вследствие чего увеличивается скорость потребления кислорода водой и донными отложениями. В результате в придонных слоях воды содержание его резко снижается. В таких условиях многие ценные виды рыб, например лососевые, исчезают из ихтиофауны. Далеко зашедшее евтрофирование вызывает и другие неблагоприятные последствия. Основной причиной евтрофирования служит повышенное поступление в озеро биогенных элементов, в первую очередь фосфора и азота, либо за счет их выноса с сильно удобренных сельскохозяйственных угодий, либо в результате спуска в озера очищенных стоков.

Изучение механизма и причин евтрофирования проводится в Швейцарии, ФРГ, Швеции, Канаде, США и других странах. Этот вопрос стал наиболее актуальной проблемой лимнологии. Он был основной темой XIX Международного лимнологического конгресса, состоявшегося в 1974 г. в Виннипеге (Канада). Данный вопрос возбуждает большой интерес не только гидробиологов пресных вод. Так, установление факта, что фосфор служит главной причиной евтрофирования Великих озер Северной Америки, сильно затронуло интересы промышленности, производящей фосфорсодержащие detergенты (моющие средства), на долю которых приходится большая часть фосфора в городских сточных водах Канады и США. Существовало также мнение, что развитие фитопланктона в озерах лимитируется не фосфором, а углеродом. Возникла острая дискуссия. Вопрос решили специальные широкие исследования, проведенные Институтом пресных вод Канады под руководством Д. Шиндлера. В специально отведенные для экспериментов озера в течение нескольких лет в разных комбинациях вносили соединения фосфора, азота и углерода (глюкоза). В итоге было убедительно показано, что для возникновения цветения воды достаточно устранить недостаток фосфора и что необходимое для фотосинтеза количество углекислого газа поступает из атмосферы.

В последние годы накапливается все больше примеров «лечения» озер. Наибольшей известностью пользуется в этом отношении детально изученное У. Т. Эдмонсоном оз. Вашингтон (США). Благодаря относительно высокой проточности этого озера отведение от него стоков г. Сиэтла привело к устранению неблагоприятных последствий евтрофирования, к снижению биомассы фитопланктона, повышению прозрачности воды и т. д. В Швейцарии евтрофирование озер, например Цюрихского, успешно устраняется благодаря разработанной технологии удаления из очищенных стоков соединений фосфора. Практикуются и другие способы воздействия на биотический круговорот. Так, в ФРГ используются установки для аэрирования глубинных слоев воды водохранилищ без нарушения температурной стратификации воды. В изучении евтрофирования водоемов, требующем привлечения всей суммы знаний и методов современной гидробиологии пресных вод, с большой наглядностью проявляется взаимозависимость явлений, отражаемая общегидробиологическими и общелимнологическими закономерностями, и неразрывная связь познавательной ценности теории и эффективности ее применения в практике.

## Проблемы современной гидробиологии

Успехи, достигнутые гидробиологией за не столь уж большой срок ее существования, выступают особенно рельефно при сравнении состояния изученности биологии моря в начале века и в наше время. Когда Н. М. Книпович организовывал свои первые научно-промысловые экспедиции, в лучшем случае были известны основные особенности морской фауны. Первые количественные исследования бентоса Баренцова моря были проведены только в начале 20-х годов И. И. Месяцевым, Л. А. Зенкевичем, А. А. Шорыгиным и другими участниками рейсов «Персея» — первого советского исследовательского судна Плавучего морского научного института (Плавморнин), созданного в 1921 г. Теперь только в СССР на морях и океанах ведет исследования большой флот специальных судов Института океанологии АН СССР, Всесоюзного, Тихоокеанского и Полярного институтов морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО, ТИНРО и ПИНРО), Института биологии южных морей в Севастополе (ИНБЮМ), Института биологии моря Сибирского отделения АН СССР. В результате на протяжении жизни одного поколения пройден путь от первых работ количественными методами до картирования количества бентоса и планктона на всем протяжении Мирового океана и детального выяснения зависимости его развития от гидрологических условий. Стало возможным приступить к определению общих запасов и годовой продукции планктона и бентоса всего земного шара. Соответствующие подсчеты были опубликованы советским гидробиологом В. Г. Богоровым<sup>1</sup> в 1965 г. и доложены на Втором океанографическом конгрессе в Москве в 1966 г. Согласно приближенным определениям Богорова, суммарная биомасса зоопланктона составляет 24,5 млрд т, а зообентоса — 40 млрд т при годичной продукции соответственно 53 и 3 млрд т, в то время как на долю рыб, кальмаров и других крупных активно плавающих животных приходится не более 1 млрд т биомассы и всего 0,2 млрд т годичной продукции.

В современных морских гидробиологических работах широко используются достижения современной техники. Так, скопления и вертикальные миграции планктона обнаруживают и изучают с помощью эхолотов, биолюминесценцию на больших морских глубинах — с помощью высокочувствительных приборов. Широкое применение находят подводное телевидение и фотографирование донных животных на глубине многих километров. Об огромных возможностях современных средств морских исследований свидетельствует хотя бы недавнее сообщение о том, что специальная подводная лодка с помощью механической руки смогла установить на глубине 1850 м респирометры для измерения скорости биологического потребления кислорода дном (К. Смит, Дж. Тил, 1973).

Успешное и интенсивное изучение трофических связей обеспечивается сочетанием полевых и экспериментальных наблюдений за ростом, питанием, обменом веществ и поведением водных организмов. Много внимания уделяется распределению животных разных трофических группировок в зависимости от глубины, грунта и других условий.

Большие перспективы открывают исследования по «биохимии моря». Изучается содержание в воде витаминов, например кобаламина (витамина В<sub>12</sub>), в котором нуждаются многие водоросли фитопланктона, и других выделяемых организмами метаболитов, многие из которых ответст-

<sup>1</sup> В. Г. Богоров. Количественная оценка животного и растительного населения океана. — Докл. АН СССР, 1965, т. 162, № 2, 1182.

венны за важные проявления взаимосвязи организмов в сообществе. Исследуются ферментативные процессы в воде и донных отложениях, выясняется возможность определения биомассы бактерий и других представителей планктона по содержанию аденозинтрифосфорной кислоты.

Наряду с новыми успешно развиваются и ранее сложившиеся направления работ. Например, гидробиологические исследования остаются тесно связанными с биогеографическими, основные задачи которых сформулированы в классическом труде С. Экмана «Зоогеография моря» (1953).

Велико научное значение исследований солоноватых вод (эстуариев и дельт рек, лагун, внутренних морей и прибрежных районов моря). Благодаря гетерогенным и изменчивым условиям среды солоноватые воды представляют собой «природную лабораторию», удобную для изучения таких проблем общеэкологического значения, как физиологическая и конституциональная адаптация к солености и другим факторам среды, механизм осморегуляции и т. д. Обширные результаты гидробиологического изучения солоноватых вод рассмотрены в работах А. Ремане и К. Шлипера (1958), С. Сегерстреле (1959) и Дж. Грина (1968). Солоноватые воды при обедненном видовом составе животного и растительного населения, как правило, отличаются высокой биологической продуктивностью и во многих случаях служат важными районами рыболовства, рыбоводства и разведения промысловых беспозвоночных, которому принадлежат большие перспективы. На берегах внутренних солоноватоводных морей, дельт и эстуариев расположено много крупных городов. В современных условиях их соседство с солоноватыми водами ставит ряд важных проблем. Так, например, в настоящее время осуществляется международная программа исследования Балтийского моря, направленная на устранение отрицательных последствий его евтрофирования и загрязнения.

Большой комплекс гидробиологических вопросов связан с прудовым хозяйством и разработкой мер по его интенсификации путем внесения удобрений, разведения растительноядных рыб и другими путями. Широкую область исследований составляет также изучение водохранилищ, особенно интенсивно ведущееся в Советском Союзе Институтом биологии внутренних вод АН СССР, Институтом гидробиологии АН УССР, Государственным научно-исследовательским институтом речного и озерного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ). Водохранилища сооружаются в СССР в разных физико-географических районах, на равнинных и горных реках. Соответственно тематика их гидробиологического изучения многообразна. К одному из актуальных вопросов их исследования относится, например, выявление причин массового развития планктонных синезеленых водорослей в южных районах и поиск возможных способов устранения неблагоприятных последствий этого явления. Большой интерес представляют успешно ведущиеся в СССР работы по акклиматизации в водохранилищах каспийских ракообразных для улучшения кормовых условий и тем самым повышения рыбопродуктивности водохранилищ.

Исследования водохранилищ, как и всех внутренних вод, направлены на решение одной общей задачи — создать научные основы их комплексной эксплуатации. Этой цели отвечают работы, ведущиеся на широкой гидробиологической основе и обеспечивающие всестороннюю оценку каждого отдельного явления для водоема в целом. История гидробиологии убеждает, что именно этот путь исследований обеспечивает наиболее плодотворные теоретические и практические достижения.

## Часть II. ИЗУЧЕНИЕ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ КЛЕТКИ И ТКАНЕЙ, НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ

### Глава 10. ЦИТОЛОГИЯ

Клетка была открыта во второй половине XVII в. Особенно интенсивно изучение клетки развернулось во второй половине XIX в. в связи с созданием клеточной теории. Клеточный уровень исследования сделался ведущим принципом важнейших биологических дисциплин. Уже в 1858 г. вышла в свет «Клеточная патология» Р. Вирхова, а в 1895 г. — «Клеточная физиология» М. Ферворна. В последней четверти XIX в. изучению клетки посвятила себя целая плеяда первоклассных исследователей — Г. Фоль, О. Бюкли, О. Гертвиг, Э. ван Бенеден, В. Флемминг, Э. Страсбургер, Ж. Карнуа и многие другие. Благодаря их работам было детально изучено строение клеточного ядра, проведен цитологический анализ таких важнейших биологических процессов, как митоз, мейоз, оплодотворение. Однако цитологии как самостоятельной научной дисциплины еще не существовало, поскольку во всех этих исследованиях клетка рассматривалась только в качестве составного элемента организма.

Однако именно к концу XIX в. относится пробуждение специального интереса к клетке как самостоятельной единице, имеющей общebiологическое значение, так как, с одной стороны, обнаружилось, что клетки обладают рядом общих свойств независимо от их происхождения, а с другой стороны, выяснилось, что разные клетки в зависимости от выполняемой ими функции имеют неодинаковые строение и свойства. К углубленному изучению клетки, ее внутренних структур побуждали, в частности, интересы зарождавшейся генетики, искавшей конкретный материальный субстрат наследственности.

Было установлено, что клетки являются не только структурными элементами многоклеточного организма, но могут существовать и самостоятельно. Яйцо, дающее начало всем многообразным структурам будущего организма, представляет собой клетку. Простейшие, несмотря на разнообразие и подчас сложность строения — также отдельные клетки. Эти факты привели к представлению, что клетка — это элементарный организм, живущий самостоятельно, или этап развития будущего многоклеточного организма. Возникла необходимость всестороннего изучения этой универсальной жизненной единицы.

К концу XIX и началу XX в. относится появление первых больших сводок о клетке и ее роли в основных жизненных процессах. Это капитальный труд И. Деляжа «Структура протоплазмы, теории наследственности и важнейшие проблемы общей биологии» (1895), книга Э. Вильсона «Клетка и ее роль в развитии и наследственности» (1896), содержащая богатый цитологический материал, а также монографии А. Г. Гурвича «Морфология и биология клетки» (1904) и М. Гейденгайна «Плазма и клетка» (1907). Основным содержанием монографии Гурвича является освещение важнейших свойств клетки и ее жизнедеятельности. В соответствии с этим основные разделы этого издания названы «Статика и динамика клетки», «Метаболизм клетки», «Размножение клетки» и «Клетка как организм и индивидуум». В книге Гейденгайна особое внимание уделено протоплазме. Она рассматривается как важнейший субстрат, из которого построены клетки и который определяет их основные жизненные свойства.

Программу цитологических исследований XX в. четко сформулировал С. Г. Навашин, утверждая, что «задачей нового столетия является выяснить и точнее разграничить свойства клетки»<sup>1</sup>.

### Новые методы и средства исследования

В XIX в. в основном изучали мертвую клетку после ее фиксации и окраски. При этом удавалось описать ряд ее органоидов и структур — митохондрии, аппарат Гольджи, клеточный центр и т. д., но более точное знание структуры и особенно функции клетки при таком методе исследования было недостижимо; кроме того, отсутствовала уверенность, что наблюдаемые на препарате картины соответствуют прижизненным.

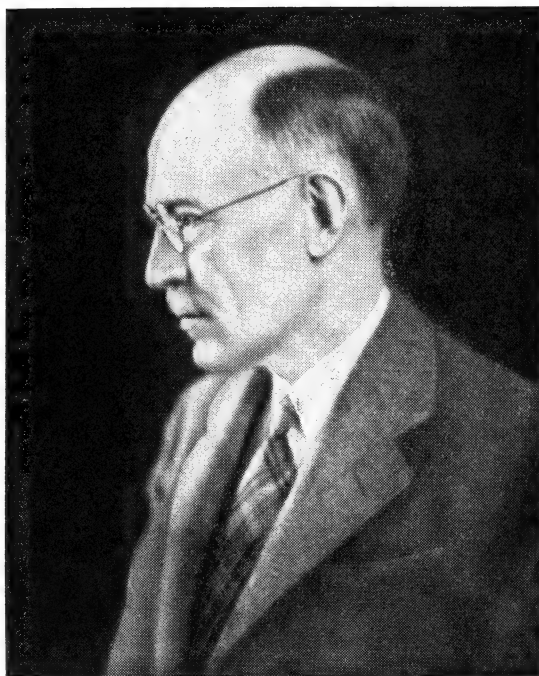
Это очень отчетливо проявилось, например, во время спора, возникшего в конце XIX в., о тонкой структуре цитоплазмы, когда были предложены различные теории строения протоплазмы — зернистого (Р. Альтман), фибриллярного (В. Флемминг) и пенистого, или ячеистого (О. Бючли). А. Фишер (1899) обнаружил беспредметность этого спора. На белковых моделях он показал, что в зависимости от условий опыта возможно получение картин, соответствующих всем трем теориям строения цитоплазмы.

Возникла необходимость, не отказываясь от этого пути исследования, совмещать его с наблюдением живой клетки. Систематическое изучение живых клеток началось только в начале XX в. благодаря открытию возможности переживания клеток в культуре вне организма.

Метод эксплантации был впервые применен американцем Р. Гаррисоном в 1907 г. На кусочках зачатка нервной системы лягушки, помещенных в каплю лимфы, он наблюдал переживание клеток в течение некоторого времени и даже появление и рост у них нервных отростков. Метод культуры ткани был затем значительно усовершенствован в работах А. Карреля (1911—1915), М. Берроуса (1910, 1912), А. А. Максимова (1916, 1925), В. и М. Льюисов (1911 и позднее), А. Фишера (1925), А. В. Румянцева (1932) и многих других.

Широкое и полноценное использование культивируемых вне организма клеток для цитологических исследований стало возможным благодаря

<sup>1</sup> С. Г. Навашин. Единицы жизни. Речь, произнесенная на торжественном годовичном акте Университета св. Владимира, 16 января 1900 г. Киев (отдельный оттиск), стр. 13.



РОСС ГРЕНВИЛ  
ГАРРИСОН  
(1870—1959)

введению в 50-х годах метода клеточных культур на жидких питательных средах.

Клеточные культуры представляют собой популяции самостоятельных клеток, которые только вторично и далеко не всегда устанавливают между собой протоплазматические связи, однако оказывают взаимное гуморальное влияние. Клетки однослойных культур служат превосходным объектом и для проведения микроскопических исследований с использованием замедленной (цейтрафферной) микрокиносъемки. С помощью микрокиносъемки изучены движение, деление, фагоцитоз и многие другие нормальные и патологические процессы в клетках.

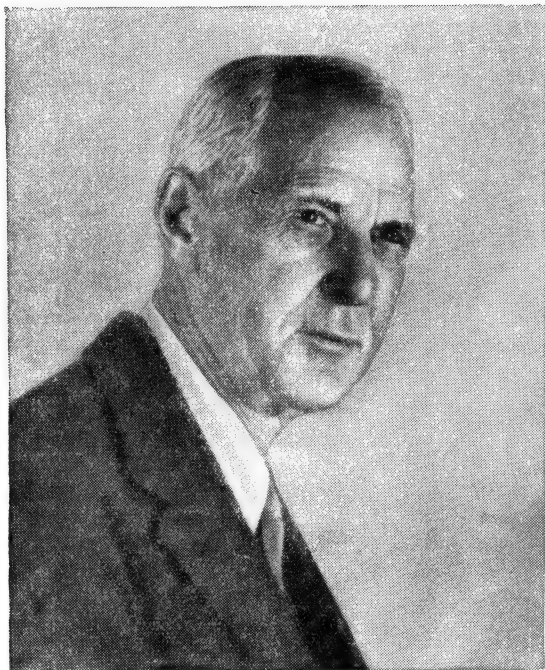
Наряду с применением клеточных культур в цитологии, особенно в последние годы, широко используются культуры органов, клетки которых входят в состав целых эмбриональных зачатков или фрагментов органов взрослых животных (А. Тома, 1970).

Существенное значение для развития метода прижизненного изучения клетки имело усовершенствование оптических средств исследования. К их числу относится прежде всего темнопольная микроскопия («ультрамикроскопия»), практическое применение которой стало возможно после изобретения в 1910 г. Г. Зидентопфом кардиоид-конденсора. Важные цитологические наблюдения с использованием темнопольной методики сделал Н. М. Гайдуков (1916).

В 40—50-х годах широкое распространение получила фазово-контрастная микроскопия. Ее разновидностью явилось аноптральное устройство, схему которого разработали А. Вильска (1953) и М. А. Пешков.

Прижизненному изучению клетки содействовало также развитие люминесцентной (флуоресцентной) микроскопии. В основе этого метода лежит открытие А. Келером (1904) флуоресценции объектов в темном поле



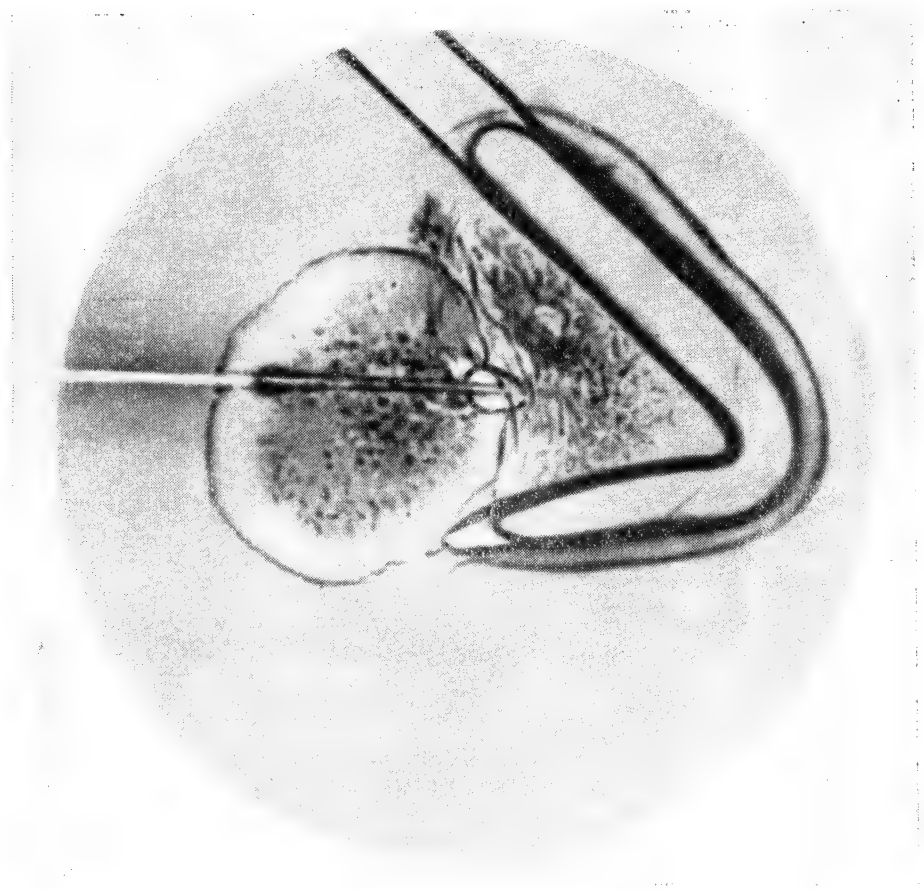


УОРРЕН ЛЬЮИС  
(1870—1964)

при освещении их ультрафиолетовыми лучами (УФ). Широкое применение в цитологии люминесцентного микроскопа, сконструированного Келе-ром и Зидентопфом (1908), стало возможным после того, как М. Гай-тингер разработал метод окраски биологических объектов флуорохрома-ми — веществами, обладающими способностью светиться после их УФ-облучения. С помощью люминесцентной микроскопии получены ценные сведения о строении, обмене веществ и функционировании нормальных и патологически измененных клеток (раковых, после воздействия вирусов и т. д.).

Одно из наиболее важных направлений флуоресцентной микроскопии связано с применением метода флуоресцирующих антител, впервые предложенного в 1941—1942 гг. А. Кунсом и сотрудниками (1956) для выявления чужеродного антигена. Содержащиеся в сыворотке антитела связываются с флуорохромами. Меченные таким образом антитела соединяются с соответствующими антигенами и позволяют определить локализацию как бактериальных и вирусных антигенов, так и различных белков, вызывающих образование соответствующих антител. Метод флуоресцирующих антител позволил изучить локализацию и динамику накопления специфических белков, в частности ряда ферментов, появление белковых продуктов эмбриональной дифференцировки, топографию вируса и динамику его накопления в клетке, реакцию иммунокомпетентных клеток на проникновение в организм инфекции и т. д.

Основным методом изучения клетки в прижизненном состоянии стала микроургия, дающая возможность производить на клетках разнообразные операции. Разработка достаточно совершенной техники операций на клетках относится к началу XX в., когда был сконструирован микроманипулятор. Этот инструмент позволил извлекать из клетки отдельные органоиды (в частности, хромосомы), измерять электрические потенциалы с



**Извлечение ядра из амебы с помощью микроинструмента, по П. Фонбрюну (1951)**

помощью микроэлектродов, вводить в клетку разнообразные вещества, бактерии, ядра и другие компоненты сходных или чужеродных клеток. Микроманипулятор был создан в самом начале XX в. одновременно С. Схоутеном (1901) в Нидерландах, М. Мак-Клендоном и М. Барбером (1901) в США. С. С. Чахотин (1959) использовал изобретенный им микрооператор (1912) для строго локализованного воздействия на клетку пучка УФ (лучевой микроукол). С помощью локального воздействия УФ удавалось нарушить двойное лучепреломление в ахроматическом веретене (клетки подсолнечника), повредить участки митотического аппарата (в клетках тритона) и т. д. Основные работы с микроманипулятором были выполнены во втором десятилетии XX в. американским исследователем Р. Чемберсом.

Наряду со значительными успехами в изучении живой клетки XX в. ознаменовался крупными достижениями и в исследовании клетки фиксированной. Первостепенную роль здесь сыграли методы цитохимии (гистохимии).

Основной задачей цитохимии является выяснение химической природы клеточных структур и продуктов жизнедеятельности клетки, а также



РОБЕРТ ЧЕМБЕРС  
(1881—1957)

расшифровка происходящих в ней биохимических процессов. Цитохимические методы исследования дают возможность топографически изучить локализацию ряда химических веществ и процессов. Применение всех цитохимических реакций основано на природной или искусственно создаваемой окраске изучаемых веществ. Примером цитохимических реакций первого рода является изучение пигментов в клетке, а применение реакций второго рода основано на избирательной окраске некоторых внутриклеточных веществ (например, окраска нейтрального жира суданом) или на выпадении в результате химической реакции нерастворимого осадка какого-либо вещества. Так, о наличии и локализации активности кислой фосфатазы судят по локализации осадка сернистого свинца в присутствии субстрата ферментативной реакции ( $\beta$ -глицерофосфата).

Гистохимия и цитохимия берут свое начало от исследований французца Ф. Распайля, выполненных еще в 30-х годах XIX в. Он, по-видимому, первым использовал йодную реакцию на крахмал для его обнаружения в растительной клетке. Интенсивное развитие цитохимии началось в 30—40-х годах XX в., когда были предложены методы обнаружения важнейших химических компонентов клетки и опубликован ряд соответствующих руководств и статей. Основополагающее значение имели труды Л. Лизона (1936, 1953), а также работы К. Бенсли (1941), Д. Глика (1950), Дж. Гомори (1952), Э. Пирса (1962) и многих других. Современные цитохимические методы дают возможность изучать биохимические процессы не только в неразрушенной, но иногда и в живой клетке. С помощью этих методов оказывается возможным связать изучаемый биохимический процесс с определенной клеточной структурой и проследить его в динамике.

Одной из важнейших цитохимических реакций, введенных в первой половине XX в., является открытая Р. Фельгеном (1924) специфическая реакция на ДНК. В 1940 г. Ж. Браше предложил специфическую окраску РНК пиронином и метиловым зеленым. В последующие годы были разработаны методики для обнаружения аминокислот, белков, углеводов, витаминов и определения активности окислительных, гликолитических и других ферментов.

Наряду с цитохимическими методами использовалось также дифференциальное центрифугирование, дающее возможность изолировать из клетки и разделить входящие в ее состав органоиды. Впервые дифференциальное центрифугирование было применено в 30-х годах К. Бенсли и Н. Херром для выделения и обособленного анализа митохондрий.

Существенную роль в изучении обмена веществ клетки сыграл введенный в 1940 г. шведским ученым Т. Касперсоном метод количественного учета веществ (главным образом нуклеиновых кислот) по поглощению в изучаемом объекте УФ-лучей определенной длины волны. Этот точный метод дает возможность получить сведения о количестве и распределении нуклеиновых компонентов клетки и некоторых других звеньев ее метаболизма.

При изучении динамики обмена веществ клетки большое распространение получило использование радиоактивных изотопов и радиоавтографии (Г. Хевеши, 1950; Дж. Бойд, 1957). Оно основано на том, что радиоактивные изотопы ( $^3\text{H}$ ,  $^{14}\text{C}$ ,  $^{36}\text{S}$ ,  $^{15}\text{N}$ ), подведенные к клеткам в процессе метаболизма, включаются в состав некоторых важных химических компонентов (ДНК, РНК и белков). Если покрыть гистологический срез или пластинку, на которой растет однослойная клеточная культура, жидкой фотоэмульсией, то вещества, излучающие главным образом  $\beta$ -частицы, вызывают восстановление бромистого серебра. По выявившимся зернам металлического серебра можно получить представление о локализации и количестве изучаемого вещества (Л. Н. Жинкин, 1959). Оказалось, что использование радиоактивных изотопов дает возможность изучить динамику синтеза ДНК (М. Говард, С. Пелк, 1951). Особенно большое значение для цитологии радиоавтография приобрела после того, как в 1959 г. Г. Квастлером и Ф. Шерманом был разработан метод радиоавтографии с использованием предшественника ДНК —  $^3\text{H}$ -тимидина.

Наконец, очень важным методическим приемом, коренным образом изменившим направление цитологии, явилась электронная микроскопия. Проектирование и создание электронного микроскопа относятся к 30-м годам и связано с именами преимущественно немецких физиков (Ф. Вольф, М. Кнолль, Э. Руска, Э. Брюхе, Г. Иохансон). Этот метод в сочетании с использованием ультратонких срезов позволяет изучить ультрамикроскопическую структуру всех основных органоидов (современные электронные микроскопы обладают разрешающей способностью в несколько микронов). Применение электронного микроскопа привело к перестройке классических представлений не только о строении клетки, но и о ходе многих процессов ее жизнедеятельности.

Наибольшие результаты дает сочетание высокой техники электронно-микроскопического исследования с комбинированным применением радиоавтографических и цитохимических методов. Используя связывание тяжелых металлов (свинца, кадмия) определенными компонентами клетки, можно выяснить ультрамикроскопическую локализацию ферментативной активности (сукцинатдегидрогеназной, фосфатазной и т. д.) Точно так же, определив на ультратонких срезах место локализации металлического се-

ребра после предварительного введения радиоизотопов, можно получить данные об участках метаболической активности клетки.

В настоящее время в области ультраструктуры клетки после работ А. Клода (1940), Г. Палада (1952, 1953), Ф. Шёстранда (1956), К. Портера (1961) и других достаточно отчетливо выяснены как общая схема строения клетки, так и организация ее отдельных структурных элементов.

Сравнительно недавно были обнаружены, описаны и идентифицированы эндоплазматическая сеть, мембранная система, лизосомы, фагосомы, микротельца, микротрубочки и другие структуры. Ядро, ядрышко, митохондрии, комплекс Гольджи, клеточный центр, плазматическая и ядерная оболочки, известные ранее, описаны при помощи новых методических приемов во всех ультраструктурных деталях. С помощью электронной микроскопии удалось выяснить морфологический субстрат основных процессов, происходящих в клетке, — пассивного и активного проникновения в нее различных веществ, слияния и рекомбинации мембран, выделения секретов, фагоцитоза и пиноцитоза, движения и сократимости, проведения нервных импульсов (см. главу 11).

Таким образом, развитие техники цитологических исследований и введение некоторых принципиально новых методических приемов одновременно послужило предпосылкой развития цитологии и предопределило формирование основных направлений, по которым пошло ее дальнейшее развитие.

### **Физико-химическое изучение клетки**

Одним из основных направлений цитологии в первой трети XX в. было изучение физико-химических свойств клетки. Значительные успехи были достигнуты в исследовании физических свойств и коллоидного состояния протоплазмы. Были получены исчерпывающие данные о ее основных физических свойствах — вязкости, эластичности, электрическом заряде, поверхностном натяжении, концентрации водородных ионов, проницаемости, чувствительности к различным (в частности, лучевым) воздействиям и т. д. Работы Р. Чемберса, Т. Петерфи, Ж. Лёба, В. Зейфрица, Ф. Вебера и многих других заложили основы этой области цитологии. Результаты исследований получили отражение в крупных сводках и руководствах. Таковы: «Физическая химия клетки и тканей» (1911) Р. Гёбера, «Коллоидная химия протоплазмы» (1929) Л. Гейлбруна, «Проблема проницаемости» (1929) Е. Гельхорна, «Протоплазма» (1936) В. Зейфрица и многие другие.

Физико-химическое изучение клетки получило широкое развитие в 20-х годах и в Советском Союзе. Центром исследований в этой области стал московский Институт экспериментальной биологии, руководимый Н. К. Кольцовым. Именно здесь были выполнены важные работы самого Н. К. Кольцова, С. Н. Скадовского, Г. В. Эпштейна. В итоге было детально изучено влияние на клетку водородных ионов, заложено представление о физико-химических основах раздражимости пигментных, мускульных и железистых клеток. Особенно много внимания Кольцов уделил физико-химическому анализу формы клеток. Именно под этим углом зрения выполнены его классические исследования строения спермиев десятиногих раков, сократительного стебелька суевойки и др. Основной задачей Кольцов ставил изучение структур и элементарных процессов, обеспечивающих всю сложность жизни клетки. Книга Кольцова «Организация клетки» (1936), обобщившая результаты его

30-летней работы и отразившая его теоретические представления, внесла существенный вклад в цитологию. Основным выводом из исследований Кольцова и его школы явилось представление о твердом скелете, который в той или иной форме присутствует в любой клетке и определяет ее организацию.

Физико-химическое изучение клетки велось также в Институте биохимии им. А. Н. Баха (Д. Л. Рубинштейн, В. А. Дорфман и др.). Выполненные здесь исследования касались вопросов проницаемости клетки, электрометрии (в первую очередь изучения клеточных потенциалов), а также ее диэлектрических свойств.

Для выяснения физико-химических свойств клетки много сделал в Московском университете А. В. Румянцев, который справедливо может считаться одним из основателей московской цитологической школы. Работы Румянцева, начало которых относится к первой половине 20-х годов, посвящены изучению строения и свойств живой клетки при воздействии разнообразных химических и физических факторов. Они содержали значительную долю здорового скептицизма по отношению к результатам, полученным на фиксированных и окрашенных препаратах. И действительно, некоторые классические клеточные структуры оказались всего лишь артефактами. Так, уже в первой большой цитологической работе (1925), посвященной изучению протоплазмы корненожек, Румянцев выяснил природу так называемых хромидий — цитоплазматических образований, окрашивающихся подобно хроматину, которые одно время считались важными органоидами клетки. Румянцев показал, что речь идет об остатках разрушенных митохондрий и аппарата Гольджи, вряд ли имеющих какое-либо физиологическое значение.

Метод культуры ткани Румянцев использовал для решения не гистологических или физиологических, а именно цитологических задач. Данные, полученные на клетках культуры ткани, отражены в серии работ, вышедших в 1927—1929 гг. и объединенных общим названием «Цитологические исследования в тканевых культурах». Много цитологических данных содержится в монографии Румянцева «Культуры тканей вне организма и их значение в биологии» (1932).

На клетках культуры ткани были исследованы аппарат Гольджи, митохондрии, структуры ядра, строение цитоплазмы в норме и при воздействии разнообразных физических и химических факторов — изменениях реакции среды, воздействии некоторых ионов и солей. Несмотря на кажущуюся пестроту вопросов, эти исследования имели свою внутреннюю логику — изучалась протоплазма как субстрат жизненных явлений, выявлялись пределы ее реактивности, устанавливались причины ошибок, основанных на некритическом отношении к результатам изучения статических картин.

Некоторые исследователи уже в первые десятилетия XX в. пытались связать данные о физико-химических свойствах клетки с ее функциями. Новое физиологическое направление в цитологии особенно отчетливо выросло в работах Д. Н. Насонова. В начале 20-х годов он приступил к изучению одного из труднейших для истолкования органоидов клетки — аппарата Гольджи. Открытая в конце XIX в., эта структура привлекала к себе пристальное внимание исследователей, однако вопрос о реальном существовании и особенно функциональном значении аппарата Гольджи долгое время оставался открытым. В результате исследования, проведенного на различных железах амфибий, Насонов (1923, 1963) пришел к заключению, что аппарат Гольджи является основным органоидом

внутриклеточной секреции. В своих исследованиях он использовал экспериментальный подход — животным вводился пилокарпин, стимулирующий клеточную секрецию, что приводило к освобождению клетки от секрета и позволяло исследовать роль аппарата Гольджи в возникновении процесса секреции.

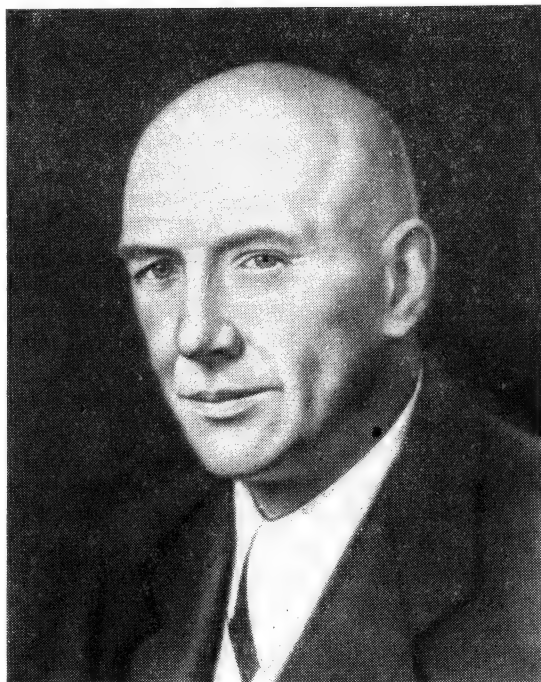
Почти одновременно с изучением аппарата Гольджи Насоновым американский исследователь Р. Боуэн (1924, 1925) выполнил серию работ, посвященных сперматогенезу у насекомых и секреторному процессу в железах моллюсков, амфибий, птиц и млекопитающих. Он получил результаты, полностью совпавшие с выводами Насонова: аппарат Гольджи продуцирует клеточный секрет. Одновременно Боуэн показал существование различий в структуре этого органоида у беспозвоночных и позвоночных и высказал предположение, что такие различия связаны с особенностями секреции этих групп.

В одной из работ Насонова (1926) было исследовано накопление кислото-витального красителя (трипанового синего) в клетках печени и почек различных позвоночных. При этом было показано, что краситель концентрируется в области аппарата Гольджи, не вызывая каких-либо его морфологических изменений. Полученные результаты дали автору основание считать, что деятельность аппарата Гольджи сводится к избирательной концентрации находящихся в клетке веществ, независимо от того, образуются ли они на месте или поступают в клетку извне. Эти представления Насонова о функции аппарата Гольджи в основном сохраняют свое значение и в настоящее время.

Большое число исследований первой трети XX в. было посвящено витальному окрашиванию. Биологическое значение этого метода заключается в том, что он дает возможность прижизненно изучить закономерности поступления, накопления и выделения входящих в клетку веществ. Иными словами, он позволяет создать модель процессов обмена веществ. Витальное окрашивание (его феноменология и механизм) детально описаны в работах Г. Эванса и В. Шулемана (1915) и В. Меллендорфа (1920). Большую роль в развитии этого направления исследований сыграли работы Н. Г. Хлопина (1927), выдвинувшего представление о криномах — структурах, предсуществующих в клетке или возникающих заново, которые связывают попадающие в клетку вещества, в частности красители. В дальнейшем ряд важных исследований по изучению реакции клетки на введение анилиновых красителей был выполнен Б. В. Кедровским (1936), разработавшим представление о роли гранул как сегрегационного аппарата клетки. С развитием электронно-микроскопических исследований выяснилось, что гранулярный аппарат клетки тесно связан с ультрамикроскопическими структурами — лизосомами, которым в настоящее время отводится важная роль в физиологии нормальной и патологически измененной клетки.

Значение витальной окраски для характеристики физиологического состояния клетки особенно четко показано в работах Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова, сформулировавших теорию паранекроза (1940). Она основывалась на следующих наблюдениях: в норме основные красители откладываются в виде гранул в цитоплазме, ядро остается неокрашенным и интенсивность гранулообразования сравнительно невелика. При умеренном раздражении, связанном с уменьшением дисперсности белков цитоплазмы и с повышением ее сорбционных свойств, количество и размеры гранул возрастают. Значительное повреждение клетки сопровождается потерей способности к гранулообразованию, появлением диффуз-





**ДМИТРИЙ НИКОЛАЕВИЧ  
НАСОНОВ**  
(1895—1957)

ной окраски цитоплазмы и прокрашиванием структур ядра. Эти изменения, наблюдаемые при разнообразных внешних воздействиях, являются монотонным ответом на них любой клетки и соответствуют ее своеобразному некробиотическому состоянию, которое было названо авторами паранекрозом. Ранние стадии этого состояния обратимы. В гибнущей клетке вследствие денатурации белков диффузная окраска цитоплазмы и ядра сохраняется.

Авторы рассматривают образование гранул (или оседание красителя на предсуществующих структурах) как проявление действия защитного механизма, с помощью которого из основной цитоплазмы удаляются посторонние или вредные вещества. В случаях, когда клетка повреждена, этот защитный механизм нарушается и гранулярная окраска становится уже невозможной. Таким образом, гранулообразование может служить одним из достаточно тонких индикаторов физиологического состояния клетки не только при естественных колебаниях ее жизнедеятельности, но и в тех случаях, когда на клетку действуют извне разнообразные (в том числе повреждающие) факторы.

Теория паранекроза дает возможность объяснить однообразие ответа клетки на разнообразные внешние воздействия. Она послужила основой при изучении другого, очень важного раздела физиологии клетки — проблемы проницаемости.

### **Изучение проницаемости**

Эта проблема начиная с 20-х годов XX в. привлекла к себе большое внимание цитологов и породила множество гипотез, толкований и споров.

Представления Э. Пфёффера и Г. де Фриза (конец XIX в.) положили начало теории клеточной проницаемости, в которой обменные процессы,

протекающие в клетках, ставились в тесную связь с наличием полупроницаемой мембраны. В ее защиту выступил, в частности, немецкий биохимик Е. Овертон (1895, 1899, 1902). Не располагая прямыми доказательствами существования полупроницаемой мембраны, Овертон на основании косвенных физико-химических данных выдвинул липидную (липоидную) теорию клеточной проницаемости, согласно которой плазматическая мембрана представляет собой пленку из жироподобных веществ — липоидов. Постепенно стали накапливаться факты, свидетельствовавшие о несоответствии количеств проникающих в клетку веществ их растворимости в липоидах, а также поступлении в нее веществ, в липоидах совершенно не растворимых. Пытаясь спасти теорию Овертона, его соотечественник А. Натансон (1904) высказал предположение о мозаичном строении мембраны. В 1908—1913 гг. немецкий физиолог В. Руланд развил получившую широкую известность теорию ультрафильтра, или «сита», согласно которой в полупроницаемой мембране имеются поры определенного диаметра, через которые в клетку могут проникать лишь молекулы соответствующих размеров. Однако, как справедливо отметили Р. Колландер и Г. Берлюид (1933), теория Руланда не объясняла того факта, что проницаемость многих растительных клеток растет для веществ гомологического ряда по мере увеличения в них числа атомов углерода. Поэтому они предложили соединить липидную теорию с теорией ультрафильтра, допустив тем самым существование двух разнородных механизмов, регулирующих проникновение в клетку молекул различной природы. Эта точка зрения в 30—40-е годы получила поддержку многих биологов (см. главу 11).

Но и в таком, усовершенствованном виде мембранная теория оказалась неспособной объяснить целый ряд явлений и прежде всего основной факт — стационарное распределение веществ в клетке, качественно отличное от состояния простого водного раствора. Слабой стороной этой теории было также игнорирование всех остальных компонентов клетки. В 1907 г. ее впервые подвергли критике М. Фишер и Г. Моор, которые рассматривали поступление в клетку различных веществ не как следствие осмотических и диффузионных закономерностей, а как результат коллоидно-химических процессов, протекающих в самой протоплазме. Сомнения в решающей роли плазматической мембраны в обеспечении проницаемости были высказаны В. В. Лепешкиным (1924, 1930) и Д. А. Сабининым (1920—1925); последний подробно исследовал зависимость проницаемости от реакции среды.

Однако наиболее обоснованные возражения против мембранной теории сформулировали в 30-е годы Д. Н. Насонов и В. Я. Александров, а позднее А. С. Трошин (1956). Они разработали сорбционную теорию проницаемости. Согласно этой теории, решающая роль в распределении веществ, проникающих в клетку, принадлежит сорбционным отношениям, устанавливающимся между протоплазмой клетки в целом и окружающей средой. По удачному выражению А. С. Трошина, сорбционную теорию можно было бы назвать протоплазматической теорией проницаемости. Сорбционная теория основывается на следующих положениях: растворимость веществ в протоплазме должна отличаться от растворимости в обычной воде; важнейшим фактором распределения веществ в клетке является их адсорбция и химическое связывание в протоплазме.

Первоначально казалось, что обе теории совершенно несовместимы. Позже, однако, выяснилось, что их сближение возможно.

## Ультраструктура клетки

Широкое использование электронной микроскопии привело к тому, что было существенно дополнено, а в некоторой степени и изменено, традиционное представление о строении клетки.

В настоящее время ведущим является представление о мембранно-вакуолярной системе и об основном матриксе, в который эта система погружена (Ф. Хагено, 1958). Важнейшие процессы жизнедеятельности клетки очень хорошо согласуются с этой схемой ее субмикроскопического строения.

Для характеристики современного уровня знаний об ультраструктуре клетки весьма показательна эволюция в области представлений об отдельных структурах клетки. С помощью дифференциального центрифугирования первоначально удалось выделить только несколько основных фракций, подлежащих дальнейшему анализу, — ядра, митохондрии и микросомы. В последней фракции были найдены обрывки эндоплазматической сети частично с сидящими на них рибосомами и многочисленные, точнее не идентифицированные, гранулы, получившие сборное название цитоплазматических частиц. В последнее время было выяснено, что в состав этой группы входят совершенно гетерогенные образования, различающиеся как по своей ультраструктуре, так и по функции. Так, были описаны лизосомы (К. Де-Дюв, 1963), носители протеолитических ферментов. Им принадлежит, по-видимому, важная роль аппарата защиты клетки и уничтожения ее поврежденных и отмирающих частей. Характерная особенность лизосом — высокая активность в них кислой фосфатазы и некоторых нуклеаз.

В качестве самостоятельных структур были выделены микротельца, чрезвычайно широко распространенные в клетках животных и, видимо, растений. Они оказались тесно связанными с каталазой, уратоксидазой и оксидазами аминокислот (З. Грубан, М. Рехцигл, 1969). Идентифицировать эти и некоторые другие структурные элементы клетки удалось благодаря сочетанию морфологического и цитохимического методов.

## Химическая цитология

В 30-х годах в цитологии появилось новое направление, которое может быть названо химической цитологией. Его задачей стало изучение биохимических процессов, протекающих в клетке.

Одна из первых цитохимических работ была выполнена Б. В. Кедровским (1934). Применив прижизненную окраску основными красителями, он обнаружил присутствие в клетке базофильных веществ («кислых анаболитов», по его выражению), участвующих в процессах белкового синтеза. Первоначально Кедровский считал «кислые анаболиты» белками, содержащими фосфатные группы. Но уже скоро он пришел к заключению, что это нуклеиновые кислоты, динамика, локализация и огромное биологическое значение которых впоследствии были изучены Ж. Браше, Т. Касперссоном и рядом других иностранных и советских исследователей.

В течение сравнительно короткого времени благодаря использованию цитохимических (в частности, цитоспектрофотометрических) методов было накоплено огромное количество фактов, свидетельствующих о локализации ДНК в ядрах, а РНК — в цитоплазме всех исследованных клеток — от бактерий и простейших до человека.

Для цитохимии углеводного обмена большое значение имели начатые еще в 30-х годах работы А. Л. Шабадаша (1937, 1948), выполненные на клетках нервной системы, крови, клеточных культурах и т. д. Шабадаш предложил очень удачный метод гистохимического обнаружения гликогена путем его окраски основным красителем — фуксином, после окисления этого углевода периодатами (ШИК-реакция; в зарубежной литературе этот метод именуется ПАС-реакцией). Гистохимическое обнаружение гликогена позволило выявить динамику этого вещества даже при незначительных функциональных изменениях в нервной клетке, в ряде клеток на первых этапах лучевого поражения, в процессе регенерации, при вирусной инфекции в клетках культуры ткани и т. д. Так как гликоген является важным не только энергетическим, но и пластическим компонентом клеточного обмена, определение количества и формы его отложения (десмо- и лиогликоген, по Шабадашу) является одним из наиболее чувствительных критериев физиологического состояния клетки.

Применение дифференциального центрифугирования дало возможность, с одной стороны, выяснить химический состав определенных структурных компонентов клетки, с другой — связать химические вещества, входящие в ее состав, с определенными органоидами. Начиная с 50-х годов интересы переместились в область изучения происходящих в клетке биохимических процессов, в частности биосинтеза. Раскрытие происходящих в клетке биосинтетических процессов связано с возникновением и развитием молекулярной биологии (см. главу 23). Были предприняты также попытки построить на основе отдельных фактов обобщенное представление о физиологии и биохимии клетки (например, Б. В. Кедровский, 1959).

Новое направление исследований позволило путем использования современных методов микроскопии связать все этапы биосинтеза с определенными структурами клетки. Так, было выяснено, что синтез рибосомной РНК происходит в ядрышке, которое можно рассматривать как участок, в котором берут начало основные синтетические процессы клетки. Мысль о роли ядрышка в синтезе специфического белка была впервые высказана Т. Касперссоном (1950), а впоследствии подтверждена рядом исследователей. Всесторонний анализ ядрышка и его функции содержится в монографии Г. Буша и К. Сметаны (1970). С рибосомами связан центральный этап этих процессов — синтез специфических белков. Сами рибосомы были впервые описаны Г. Паладом (1953) под названием плотных частиц или гранул. Несколько позже их удалось выделить из клетки и определить содержание в них РНК (Г. Палад, П. Сикевич, 1956).

Новые исследования подтвердили и уточнили одно из основных положений классической цитологии о существовании тесных взаимоотношений между ядром и цитоплазмой. Обнаруженные биохимическими методами связи получили подтверждение в морфологических данных. Электронная микроскопия показала, что в ядерной оболочке имеются поры, благодаря которым ядро оказывается в прямой связи с эндоплазматической сетью, т. е. с вакуолярной системой всей клетки; данные цитохимического анализа позволяют определить, какие именно вещества, как и когда поступают из ядра в цитоплазму и, вероятно, при определенных условиях, в обратном направлении.

Результаты цитохимического и ультраструктурного анализа клетки выявили наличие ряда точек соприкосновения между, казалось бы, антагонистическими мембранной и сорбционной теориями проницаемости. Со-

временные исследования роли мембран как важнейшего структурного элемента клетки, показывают, что вещества, проникшие через плазматическую оболочку, встречаются внутри клетки с рядом других мембран, через которые они должны будут проникнуть раньше, чем достигнут протоплазматических структур. В то же время сорбционные способности различных органоидов клетки, несомненно, различны, и это еще больше подтверждает значение сорбционного эффекта в обеспечении клеточной проницаемости.

### Энергетика клетки

В настоящее время достаточно подробно изучена энергетика клетки. Она оказалась теснейшим образом связанной со структурой и функцией митохондрий.

Митохондрии широко изучались цитологами, особенно в конце XIX и начале XX в. Было предложено несколько весьма совершенных методов их окрашивания, в том числе суправитальное окрашивание янусом зеленым (Л. Михаэлис, 1900). Была установлена их чрезвычайно высокая лабильность и подверженность влиянию ряда физиологических и патологических факторов. Тем не менее их функции оставались неясными. О. Варбург (1913; Нобелевская премия, 1931) выдвинул гипотезу о связи дыхания с клеточными гранулами, однако эта гипотеза не нашла отклика у цитологов. Д. Кейлин и Э. Хартри (1940) показали, что перенос электронов осуществляется цитохромами, содержащимися во внутриклеточных частицах.

Интенсивное изучение митохондрий в 40—50-х годах связано с работами А. Клода (1945, 1946), Г. Хагебума (1948), В. Шнейдера (1948), Д. Грина (1965), А. Ленинджера (1966) и др. Ультраструктура митохондрий была детально исследована Г. Паладом (1952). В 1949 г. Э. Кеннеди и А. Ленинджер выяснили, что в митохондриях происходит окислительное фосфорилирование. Эти органоиды катализируют трансформацию энергии и служат местом локализации окислительных ферментов. Вместе с тем было установлено, что они обладают осмотической, сократительной, регуляторной и генетической функциями. Клод удачно назвал митохондрии «силовыми станциями» клетки.

Современные исследования по энергетике клетки установили прогрессирующую дифференциацию структур и функций. Как уже было сказано выше, многие компоненты суммарной фракции микросом имеют прямое отношение к биохимическим, в частности окислительным процессам в клетке. Выяснилось, например, что микротельца (иногда их называют пероксисомами) являются носителями ряда важных окислительных ферментов. Дальнейший ультраструктурный анализ митохондрий показал, что эти органоиды имеют сложную внутреннюю структуру: поперечные выросты (кристы) разделяют митохондрию на отдельные внутренние камеры, почему в ней одновременно могут происходить различные, иногда даже антагонистические, процессы. В то же время биохимические и молекулярно-биологические исследования приводят к заключению, что из всех многочисленных функций митохондрий основной является контроль и интеграция отдельных процессов (особенно ферментативных). Митохондрия представляет собой не только «силовую станцию» клетки, но и важнейший органоид регуляции энергетических процессов. Имеются данные, свидетельствующие о том, что митохондрии, быть может, являются одним из факторов нехромосомной передачи наследственных свойств (Т. Б. Казакова, 1965).

## Проблема клеточного деления

К концу XIX в. цитологи располагали почти исчерпывающими знаниями о морфологической стороне митоза. Дальнейшее пополнение данных о клеточном делении шло главным образом за счет изучения наиболее примитивных организмов. Был детально изучен процесс деления у прокариотных (не имеющих оформленного ядра) организмов (бактерий), генетически близкий к митозу (М. А. Пешков, 1966), а также митоз у простейших (И. Б. Райков, 1967), где были найдены крайне своеобразные формы этого процесса. У высших организмов морфологическое изучение митоза шло в основном по линии исследования этого процесса в динамике на живых объектах с помощью микрокино съемки. В этом отношении большое значение имели работы А. Байера и Дж. Моле-Байер (1956, 1961), выполненные на клетках эндосперма некоторых растений.

Однако подавляющее большинство работ XX в. касалось физиологии клеточного деления, и именно в этом разделе проблемы были достигнуты наибольшие успехи. В сущности, неизученным оставался вопрос о причинах и контролирующих факторах митоза. Основоположником этого направления исследований был А. Г. Гурвич.

Уже в монографии «Морфология и биология клетки» (1904) Гурвич высказал мысль, что должны существовать факторы, обуславливающие возникновение митоза, причем они скорее всего связаны с состоянием самой приступающей к делению клетки. Эти пока еще очень общие представления получили развитие в серии дальнейших исследований Гурвича, обобщенных в монографии «Проблема клеточного деления с физиологической точки зрения» (1926). Первым важным теоретическим выводом Гурвича явилось представление о дуализме факторов, вызывающих митоз только при их сочетании. Один из этих факторов (или группа факторов) связан с эндогенными процессами подготовки клетки к делению (фактор возможности или готовности). Другой является экзогенным по отношению к данной клетке (фактор осуществления). Дальнейшие исследования Гурвича были посвящены главным образом изучению второго фактора.

Эксперименты и теоретические рассуждения привели Гурвича в 1923 г. к открытию, что большинство экзотермических реакций как в организме, так и в пробирке сопровождается УФ-излучением. Важнейшим биологическим следствием такого явления оказалась стимуляция клеточных делений, почему эти лучи получили название митогенетических, т. е. вызывающих митозы. В течение последующих лет Гурвичем (1948, 1959) и его сотрудниками было выполнено большое число исследований, посвященных проблеме митогенетического излучения. Стимулирующее влияние излучения было выяснено на самых разнообразных объектах — от бактерий и дрожжевых грибов до зародышей и клеток культуры ткани млекопитающих (А. А. Гурвич, 1968).

В первой четверти XX в. стали накапливаться данные относительно влияния на митоз внешних воздействий — лучистой энергии, различных химических веществ, температуры, концентрации водородных ионов, электрического тока и т. д. Особенно много исследований было выполнено на культуре ткани. В настоящее время установлено, что митотическое деление является следствием длинной цепи причин.

В противоположность цитологии начального периода, которая уделяла основное внимание самому митозу, современная цитология гораздо больше интересуется интерфазой. Пользуясь терминологией Гурвича, можно сказать, что сейчас на первом плане стоит изучение факторов готовно-





**АЛЕКСАНДР ГАВРИЛОВИЧ  
ГУРВИЧ**  
(1874—1954)

сти, обеспечивающих возможность вступления клетки в деление. Это стало возможным благодаря новым методам исследования, в первую очередь благодаря радиоавтографии.

А. Говард и С. Пелк (1951) предложили весь митотический цикл разбить на четыре периода: постмитотический, или пресинтетический ( $G_1$ ); синтетический (S), во время которого происходит репликация ДНК; постсинтетический, или премитотический ( $G_2$ ); и, наконец, митоз (M). Накоплен большой фактический материал по продолжительности у самых различных организмов отдельных периодов и всего митотического цикла в целом в норме и при воздействии разнообразных внешних и внутренних факторов — лучистой энергии, вирусов, гормонов и т. д.

Ряд исследований (М. Суонн, 1957, 1958) посвящен энергетике клеточного деления, и хотя многие детали остаются еще невыясненными, стало очевидным, что важная роль принадлежит в этом отношении макроэргическим соединениям, в частности АТФ. Это вещество не только участвует в подготовке клетки к делению, но, по данным Г. Гофман-Берлинга (1959, 1960), ответственно за механические процессы, лежащие в основе расхождения хромосом к полюсам.

В выяснении механизма различных этапов клеточного деления особенно большую роль сыграли работы американского исследователя Д. Мезия (1961), изучавшего различные стороны физиологии митоза, в особенности роль митотического аппарата, осуществляющего самый процесс деления. Созданы различные представления о механизме разделения клеточного тела и о физико-химических изменениях клеток при делении. Изучение хромосом выросло в самостоятельную область исследований, которая оказалась органически связанной с генетикой и дала начало цитогенетике.

Наряду с изучением отдельных митозов значительное число исследований было посвящено выяснению закономерностей митотической актив-



ности тканей, в частности изучению зависимости клеточной пролиферации от физиологического состояния организма и влияния различных эндогенных и экзогенных факторов.

Первые исследования такого характера были выполнены на растительных объектах в самом начале XX в. в связи с изучением периодичности биологических процессов (А. Льюис, 1901; В. Келликот, 1904). В 20-х годах появился ряд фундаментальных исследований, посвященных суточному ритму клеточных делений в проростке растений (Р. Фризнер, 1920; М. Столфелд, 1921). В 30—40-х годах была проведена серия исследований (А. Карлетон, 1934; Ч. Блюменфельд, 1938, 1943; З. Купер, Г. Франклин, 1940; Г. Блюменталь, 1948; и др.), в которых изучалась митотическая активность в очагах клеточного размножения различных лабораторных животных. Значительно меньше таких работ выполнено на очагах клеточного размножения человека (З. Купер, А. Шифф, 1938; А. Бродерс, В. Дублин, 1939; и др.).

В СССР первое исследование по влиянию на митотический режим физиологических факторов было опубликовано в 1947 г. Г. К. Хрущовым. Начиная с 50-х годов интерес к проблеме митотического режима организма значительно возрос (С. Я. Залкинд, И. А. Уткин, 1951; С. Я. Залкинд, 1954, 1966; В. Н. Доброхотов, 1963; И. А. Алов, 1964; и др.). Наиболее полно был изучен суточный ритм митотической активности у млекопитающих.

Первые попытки проанализировать механизмы, регулирующие митотическую активность, были предприняты в 1948 г. английским исследователем В. Буллоу. Советские цитологи (Л. Я. Бляхер, 1954; И. А. Уткин, 1959; Г. С. Стрелин, В. В. Козлов, 1959) уделили большое внимание нейрогуморальной регуляции митотической активности, установив рефлексный характер регуляции клеточных делений. Оказалось, что воздействие на нервную систему влияет опосредованно — через сдвиг гормонального равновесия. Выяснилось также, что при этом резко усиливается секреция адреналина, тормозящего митотическую активность. Удаление надпочечников приводит к выключению эффекта торможения митозов (А. К. Рябуха, 1955, 1958). Ряд исследований посвящен изучению сложных взаимоотношений между митотической и физиологической активностью организма (С. Я. Залкинд, 1952; И. А. Алов, 1964).

Повышение интереса к проблеме митотических циклов и широкое применение радиоавтографии привело к тому, что в настоящее время подавляющее большинство работ посвящено изучению закономерностей митотического цикла, анализу закономерностей перехода из одного периода в другой, влиянию на митоз разнообразных эндогенных и экзогенных факторов. Это, несомненно, одно из наиболее перспективных направлений в изучении проблемы клеточной пролиферации (О. И. Епифанова, 1973).

## Цитология наследственности

В первой половине XX в. в связи с расцветом генетики интенсивно разрабатывались цитологические проблемы, касающиеся наследственности. Так возникла новая область цитологии — кариология.

Пионером кариологических исследований был русский ботаник С. Г. Навашин. Навашин по справедливости может быть назван создателем цитогенетики, не случайно первый период в развитии этой науки часто называют «русским» или «навашинским». Уже в классических работах по эмбриологии растений, в особенности по цитологии оплодотворения (1898), он сосредоточил свое внимание на морфологии хромосом

в клетках некоторых лилейных, в частности, конского гиацинта (*Galtonia candicans*). В 1916 г. Навашин опубликовал работу, в которой привел тщательное описание хромосомного набора этого растения. Ему удалось найти на хромосоме (в центре или на ее полюсе) особый неокрашенный участок (названный им «хроматическим перерывом»), именуемый сейчас центромерой или кинетохором, в области которого хромосома прикрепляется к веретену. Центромерам принадлежит чрезвычайно важная роль в процессе расщепления хромосом и их расхождения к полюсам делящейся клетки. Навашин впервые показал, что строение хромосом вовсе не является неизменным, но подвержено изменениям в филогенезе и при некоторых особых условиях существования (например, в клетках семян при их длительном хранении). На ряде растительных объектов (*Crepis*, *Vicia*, *Muscari* и др.) ученики Навашина показали, что кариологический анализ может быть использован для филогенетических выводов. Несколько позже начались кариологические исследования на клетках животных и человека. В этих работах также участвовал Навашин. Уже после его смерти, в 1936 г., была опубликована работа, посвященная уменьшению (диминуции) хроматина при развитии яйца лошадиной аскариды, подтверждающая выводы Т. Бовери (1910).

Обстоятельные кариологические работы были выполнены в 20—30-х годах советским цитологом П. И. Живаго. Он и его сотрудники исследовали кариотип домашних птиц (куры, индейки; 1924, 1928), мелкого рогатого скота (1930) и человека (1932). Живаго не только выяснил ряд кариотипов, но и начал разработку вопроса о постоянстве числа хромосом в пределах одного организма. На основании литературных данных (по двукрылым) и исследования ряда объектов (эму, нанду, человек) Живаго (1934) пришел к заключению, что в отдельных клетках и целых тканях (особенно у эмбрионов) наблюдаются значительные колебания в числе хромосом. Он придавал этим различиям большое значение, так как они ведут к изменению генома, а следовательно, и наследственных свойств организма. Он высказывал также предположение, что наличие клеток с различным числом хромосом может иметь приспособительное значение, так как увеличивает возможные варианты кариотипов для последующего отбора. Эта точка зрения, высказанная свыше 30 лет тому назад, разделяется в настоящее время многими исследователями.

Большую роль в развитии рассматриваемого направления сыграла книга К. Белара «Цитологические основы наследственности» (1928, русский перевод 1934). Разделу, посвященному связи хромосом с наследственностью, предшествуют собственно цитологические главы, содержащие данные о строении ядра и цитоплазмы, о клеточном делении, оплодотворении и созревании половых клеток, о партеногенезе. Очень детально и в сравнительном аспекте рассматривается строение хромосом не только у высших позвоночных, но и у беспозвоночных, простейших и растений. Содержатся ценные данные, касающиеся индивидуальности и изменчивости хромосом, обмена фрагментами при кроссинговере, диминуции хроматина, патологии митоза. Книга Белара в течение долгого времени оставалась лучшей монографией по цитологии наследственности.

Постепенно, в связи с интенсивным развитием генетики, цитология наследственности превратилась в цитогенетику, история которой кратко изложена вместе с историей генетики (см. главы 13 и 24).

## Новейшие направления в цитологии

Во второй половине XX в. возникло несколько совершенно новых, весьма перспективных направлений исследований.

В первую очередь следует назвать цитоэкологию, изучающую роль клеточного уровня организации в приспособлении организма к условиям среды. В СССР это направление, тесно связанное с биохимией клетки и особенно с изучением свойств клеточных белков, получило широкое развитие в работах В. Я. Александрова и Б. П. Ушакова.

За последние 10—20 лет большое внимание привлекает изучение общей физиологии клетки и, в частности, закономерностей синтеза и расходования веществ, как участвующих в основных жизненных процессах, так и являющихся ее специфическими продуктами (секреты). К этому же кругу вопросов относится изучение восстановительных процессов в клетке, т. е. физиологической регенерации, обеспечивающей восстановление разрушенных или утраченных клеточных структур и веществ и совершающейся на молекулярном уровне.

Большое значение в цитологии приобрели проблемы детерминации, дифференциации и дедифференциации клеток. Они играют важную роль в эмбриональных клетках и различных категориях клеток, культивируемых вне организма (А. Де-Рейк, Дж. Найт, 1967; С. Я. Залкинд, Г. Б. Юровская, 1970).

Своеобразный раздел цитологии составила цитопатология — область, пограничная с общей патологией и сделавшая значительные успехи в последние десятилетия XX в. Термин «цитопатология» используется для обозначения отрасли биологии, в которой изучение общепатологических процессов ведется на клеточном уровне, и как система знаний о патологических изменениях отдельной клетки. Что касается первого направления, то после классических работ Р. Вирхова попытки свести сущность патологического процесса к изменению микроскопических и субмикроскопических структур предпринимались неоднократно. Много примеров подобного использования цитологического анализа для понимания патологических процессов в организме содержится в работах Р. Камерона (1956, 1959).

Второе направление может рассматриваться как чисто цитологическое. Оно ставит своей целью изучение патологии самой клетки и ее органоидов, т. е. морфологических, биохимических и физиологических отклонений от нормы, наблюдаемых при происходящих в клетке различных патологических процессах, независимо от их влияния на состояние ткани, органа или всего организма. Развитие этого направления связано прежде всего с накоплением данных об изменении клеток, происходящем вследствие их естественного старения, а также различных резких цитопатологических изменений, наблюдаемых при воздействии тех или иных неблагоприятных факторов (физических, химических, биологических) внешней среды. Особенно значительное развитие получило изучение патологических изменений под влиянием неблагоприятных воздействий на клетку в эксперименте и исследование механизма действия таких факторов. Эти исследования получили широкое развитие в первую очередь в радиобиологии, где всестороннее изучение реакции клетки на воздействие лучистой энергии возможно не только на клеточном или субклеточном, но и на молекулярном уровне.

Значительное развитие получила вирусная цитопатология, т. е. изучение реакции клетки (чаще всего клеток однослойных культур) на воз-

действие вируса. При этом удастся не только проследить все этапы воздействия вируса, но и, пользуясь разнообразными методами современного исследования, выяснить реакцию самой клетки на вирусную инфекцию. Эти исследования имеют не только большое теоретическое значение (для решения проблемы взаимоотношения вируса и клетки), но важны и в практическом отношении, так как по характеру специфического действия вируса на клетки может быть с достаточной степенью достоверности установлена природа вируса, воздействующего в каждом конкретном случае. Диагностика вирусов по вызываемому ими эффекту является одним из наиболее распространенных методов прикладной вирусологии.

Несомненно, перспективным является изучение разных проявлений патологии митоза — повреждения хромосом, митотического аппарата, нарушения деления клеточного тела (цитотомии). Ведущиеся в этом направлении исследования призваны помочь вскрыть не только нормальные механизмы этого важнейшего общебиологического процесса, но и некоторые стороны канцерогенеза и особенности раковых клеток. Возможно, здесь будет открыт путь к возвращению таких клеток в нормальное состояние.

В настоящее время имеются, например, данные, что для обеспечения правильного осуществления митоза особое значение имеет сульфгидрильно-дисульфидное равновесие в клетке; его нарушение может самым существенным образом отразиться на формировании митотического аппарата, обеспечивающего нормальное протекание этого процесса (И. А. Алов, 1966).

### **Особенности современной цитологии**

Если коротко охарактеризовать особенности современной цитологии, то следует прежде всего отметить, что эта область знания проделала в XX в. значительную эволюцию. В начале века в цитологию стали проникать экспериментальные методы исследования. Направление науки в этот период можно назвать аналитическим. Основным содержанием работ был анализ физико-химических и физиологических свойств клетки.

В 40—50-х годах XX в. положение изменилось — цитология превратилась в клеточную биологию. Ее содержанием стало изучение основных общебиологических вопросов на микроскопическом, субмикроскопическом (электронно-микроскопическом), макромолекулярном и молекулярном уровнях.

В центре внимания современной цитологии оказались не только структуры клетки, но в еще большей степени те вещества, из которых они построены. В равной мере преимущественный интерес вызывают наиболее общие процессы, протекающие в клетке и создающие основу ее жизнедеятельности (передача информации от ДНК к РНК, синтез белка, генерация энергии, активный транспорт веществ и т. д.). Проблемы классической цитологии — митоз, мейоз, секреция, проницаемость и т. д. — изучаются в настоящее время в свете данных об элементарных процессах, происходящих в клетке, и задач соответствующих исследований чаще всего оказывается не феноменологическое описание, а выяснение механизмов основных проявлений жизнедеятельности. Ярким подтверждением актуальности этого нового направления цитологии является не только то, что «Биологией клетки» назван один из наиболее распространенных учебников цитологии Э. Де-Робертиса, Ф. Саеса и

В. Новинского<sup>1</sup>, но и тот факт, что на протяжении последних 20 лет международные конгрессы цитологов именуются конгрессами по биологии клетки.

Развитие современной цитологии находит свое выражение и в некоторых научно-организационных формах, в частности в создании обществ, изучающих отдельные разделы цитологии. Помимо международного объединения исследователей, работающих в области биологии клетки, можно назвать объединения цитохимиков, электронных микроскопистов, исследователей, входящих в группу по изучению закономерностей клеточной пролиферации и т. д. Выходит большое число журналов, специально посвященных проблемам цитологии. В СССР организованы специальные институты цитологии (в Ленинграде и Новосибирске); цитологическая тематика разрабатывается в ряде институтов Академии наук и Академии медицинских наук СССР (Институты биологии развития, морфологии человека, медицинской генетики и др.) и институтов союзных республик. Цитологические работы публикуются в ежемесячном журнале «Цитология». Работу в области цитологии планирует и координирует Научный совет по проблемам цитологии при АН СССР.

Наряду с обособлением и растущей дифференциацией проблематики цитология вступает во все более тесные связи со смежными биологическими дисциплинами. Достижения современной цитологии широко используются вирусологией, микробиологией, иммунологией, онкологией и др. Многие общebiологические и медицинские вопросы разрешаются сейчас на клеточном уровне.

### **Некоторые перспективы развития цитологии**

Оценивая ближайшие перспективы развития цитологии, следует сказать прежде всего о будущем аналитического направления исследований. Оно, очевидно, приобретает еще более углубленный характер. Потребуется более детальное, комплексное (электронно-микроскопическое, био- и гистохимическое) исследование всех структурных компонентов клетки. Будет изучаться биологическая роль макромолекул в клетке, так как именно макромолекулы являются основными элементами, определяющими как структуры клетки, так и механизмы процессов ее жизнедеятельности.

Можно предполагать, что при этом еще большее развитие получат наиболее тонкие и точные методы инструментального исследования и дифференциальный анализ компонентов клетки будет доведен до высокой степени совершенства. На этом пути цитология в известной мере сольется с молекулярной биологией, которая уже и сейчас глубоко проникла в цитологию. Границы последней в этом случае будут определяться объектом — клеткой и теми специальными задачами, которые могут быть поставлены при таком углубленном анализе.

Однако наряду с аналитическим направлением в цитологии будущего, может быть, еще большую роль приобретет направление, которое можно назвать синтетическим, или интегративным. Уже сейчас в цитологии важное место занимают такие проблемы, как детерминация, дифференциация, синхронизация клеточного размножения, гибридизация и генетика соматических клеток, вопросы клеточных взаимодействий и контактов. Нет сомнения, что все эти вопросы в будущем получат еще более интенсивное развитие.

<sup>1</sup> Под этим названием впервые опубликован в 1965 г. (русский перевод: 1-ое изд. 1967, 2-ое изд. 1973). Его первоначальное название — «Общая цитология». Под этим названием он вышел в свет в 1946 г. (русский перевод 1962).

Сейчас в цитологии все большее значение приобретает изучение механизмов контроля, регуляции и интеграции различных сторон деятельности не только самой клетки (например, регуляция клеточного размножения), но и отдельных ее органоидов. По-прежнему будет развиваться изучение роли клетки в составе систем тканей и органов. Результатом этих исследований явятся более полные синтетические данные о различных сторонах жизни клеток и закономерностях их взаимодействия.

Важное место займет изучение проблемы специфичности клетки в двух аспектах — как ее ответ на внешние воздействия и как генетически обусловленная детерминация. Уже имеются данные, свидетельствующие о том, что реакция клетки на воздействие внешних факторов во многом зависит от способности клетки к адаптации, ее консерватизма, способности к перестройке и т. д. Изучение конкретных механизмов этой специфической реакции составит, очевидно, одно из основных направлений цитологии ближайшего будущего. Имеются данные, касающиеся «иммунологической памяти» по крайней мере некоторых клеточных категорий, что позволяет говорить о способности клеток к «узнаванию» иммунологически подобных элементов. Вскрыть механизм этого своеобразного свойства — также одна из ближайших задач цитологии.

Важным и перспективным направлением цитологии является изучение реактивности клеток. Этот вопрос имеет не только теоретическое, но и существенное практическое значение в связи с воздействием на клетку различных повреждающих факторов, установлением пределов и условий ее репарации и т. д. Полученные в этой области данные позволяют во многих случаях говорить о неспецифической устойчивости клетки к различным повреждающим воздействиям. В основе этой устойчивости лежат, очевидно, определенные изменения биосинтетических процессов (А. А. Ябров, 1967).

Таким образом, наряду с аналитическими в цитологии будут, очевидно, развиваться исследования, направленные на изучение механизмов саморегуляции клетки как автономной биологической системы. Эти вопросы имеют прямое отношение к одной из наиболее трудных и вместе с тем наиболее важных проблем цитологии будущего — проблеме целостности клетки.

## Глава 11. ФИЗИОЛОГИЯ КЛЕТКИ

Возникновение новых направлений в физиологии животных и человека, коренное изменение многих сложившихся ранее представлений и концепций, связанные с переходом к исследованиям на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях организации жизни, относятся к 40-м годам нашего столетия. Эти события, знаменующие настоящий перелом в развитии физиологических наук, явились следствием современной научно-технической революции. Грандиозные достижения физики и техники, в особенности электроники, автоматики и вычислительной техники, давшие в руки физиологов принципиально новые методы сбора и анализа информации, привели к технической революции в этой области знания. Подтвердилась справедливость высказывания И. П. Павлова, что наука движется толчками в зависимости от успехов, делаемых методикой.

Созданной в наше время новой инструментальной технике физиология обязана фундаментальными открытиями, возможностью проникновения в интимные процессы жизнедеятельности, в их внутреннюю организацию и механизм их регуляции.

### Техническое перевооружение физиологии

На протяжении десятка лет неузнаваемо изменился облик физиологической лаборатории. Старая аппаратура, служившая исследователям более столетия, отжила свой век и перекочевала в музеи истории науки.

Особенно ценными оказались следующие качества новой инструментальной техники: высокая чувствительность и точность измерительной аппаратуры, ее быстродействие, возможность преобразования одних процессов в другие (например, механических и тепловых в электрические), возможность хранения и воспроизведения информации, осуществимость синхронного исследования нескольких физиологических процессов, возможность проведения наблюдений на расстоянии, малые габариты и вес многих приборов. Стал достижим точный количественный и временной анализ микропроцессов (изменений температуры в  $0,000001^\circ$ , механических перемещений, составляющих микроны, электрического напряжения, равного микровольтам), происходящих в микрообъектах (одиночных клетках и их структурах) в микроинтервалы времени (в течение долей миллисекунды). Применение современной инструментальной техники и разработка большого числа новых методов исследования оказали влияние решительно на все отделы физиологии.

Развитие общей физиологии тесно связано с успехами в изучении функций клеток и их структур. Еще в начале XX в. К. А. Тимирязев сетовал на то, что физиология клетки «пока и неосуществима, так как не придумано еще ни весов, ни термометров, ни гальванометров для клеточки»<sup>1</sup>. В настоящее время такие приборы сконструированы, и это

<sup>1</sup> К. А. Тимирязев. Соч., т. VIII. М., Сельхозгиз, 1939, стр. 82.



явилось одной из важнейших предпосылок создания подлинно экспериментальной физиологии клетки. Другой предпосылкой следует считать успехи морфологического и биохимического исследования клетки, также связанные с применением новой исследовательской техники.

Для понимания происходящих в клетке физиологических процессов чрезвычайно велико значение исследований, выполненных при помощи электронного микроскопа. Благодаря его применению доказано наличие поверхностной мембраны, толщиной 70—80 Å, оспаривавшееся некоторыми исследователями, было обнаружено существование сложных систем внутриклеточных мембран и раскрыта их пространственная организация. Выяснилось, что мембраны представляют собой обязательный структурный элемент клетки. Особое внимание физиологов привлекли исследования саркоплазматической сети (ретикулума) мышечных волокон. Это образование, впервые обнаруженное при помощи светового микроскопа, было вновь открыто Ф. Шёстрандом и Б. Андерсоном в середине 50-х годов благодаря применению электронного микроскопа, позволившего изучить детали его строения. Изучена структура миофибрилл — сократительных элементов мышечных волокон. Посредством электронной микроскопии сверхтонких срезов мышц в сочетании с исследованием рассеяния рентгеновых лучей под малыми углами установлено, что миофибриллы состоят из двух систем нитей, которые различаются по толщине и химическому составу. Полагают, что более толстые нити образованы миозином, более тонкие — актином. Нити одной системы входят своими концами в промежутки между нитями другой системы, причем между теми и другими имеются связывающие их поперечные мостики. Э. Хаксли (Нобелевская премия, 1963), обнаруживший такую структуру миофибрилл (1955—1956), высказал предположение, что во время сокращения происходит скольжение одной системы нитей по другой.

Велики и достижения современной биохимии, получившей возможность изучать роль различных внутриклеточных образований в процессах обмена веществ. Этими возможностями биохимия обязана методикам ультрацентрифугирования, ультразвуковой дезинтеграции, электрофореза, хроматографии, пламенной фотометрии, масс-спектрометрии, изотопной индикации, адсорбционной спектроскопии, ауторадиографии, люминесцентного анализа, определения двойного лучепреломления в потоке и многим другим, основанным на новейших достижениях физики и техники.

### **Исследования функционирования клетки. Мембранная теория**

Биохимические исследования позволили выяснить топографию метаболических механизмов клетки. Удалось приурочить химическую динамику к определенным клеточным структурам, связать морфологию и биохимию. Ценные данные в этом направлении получены гистохимией (см. главу. 10).

Для понимания функционального значения ряда внутриклеточных образований много дал способ разделения содержимого разрушенных клеток (клеточных гомогенатов) на отдельные фракции, содержащие преимущественно определенные клеточные структуры — ядра, митохондрии, микросомы и др. Такие фракции получают посредством центрифугирования гомогенатов при большой скорости вращения. Затем их подвергают биохимическому исследованию для определения ферментативных свойств и химического состава. В результате оказалось, что между раз-

личными их частями и даже между макромолекулами клеточных биополимеров имеется строгое разделение функций. Митохондрии, в которых происходит окислительное фосфорилирование, представляют собой энергетические центры клеток; рибосомы, содержащие рибонуклеиновую кислоту, — место сборки клеточных белков, а лизосомы — структуры, в которых сосредоточены гидролитические ферменты (см. также главу 10).

Химические процессы, протекающие внутри клетки, осуществляются по конвейерному принципу. Так, находящиеся внутри митохондрий ферменты, участвующие в окислительных процессах, пространственно разграничены, будучи фиксированы на различных мембранах; благодаря этому те или иные вещества подвергаются ряду последовательных превращений. Такие последовательные превращения продуктов обмена происходят, например, в ходе цикла трикарбоновых кислот (цикла Кребса), обеспечивающего энергией клетку. Так же последовательно, звено за звеном происходит сборка в клетке белков из аминокислот на рибонуклеиновой матрице.

Успешное развитие биохимических исследований клетки привело к возникновению новой области науки — биохимической цитологии (подробнее см. в главе 10).

Крупными достижениями ознаменовалось за последние 25 лет изучение клетки экспериментально-физиологическими и биофизическими методами. Стало возможным не только увидеть внутреннее строение клетки, но и как бы «потрогать» ее. В отличие от морфолога, обычно рассматривающего мертвые, фиксированные объекты, или биохимика, имеющего дело, как правило, с разрушенными клетками, физиолог исследует живую клетку.

Для цитофизиологических исследований требуется выделение отдельных клеток или их частей (например, нервных волокон) и их помещение в такие условия, в которых они по возможности более длительное время сохраняют свою жизнедеятельность. Начиная с 1929 г. были разработаны способы выделения одиночного мышечного или нервного волокна или рецептора с подходящим к нему нервным волокном и выбраны удобные для этой цели объекты. Для изучения физиологии нервного волокна необычайно полезными объектами оказались гигантские аксоны морских моллюсков (кальмара, каракатицы), диаметр которых достигает 0,5—1 мм. Начало использованию этих аксонов в физиологических экспериментах было положено в конце 30-х годов К. С. Колом, Г. Дж. Картисом и А. Ходжкиным и успешно продолжается и сейчас. В экспериментах на аксонах кальмара, выполненных в 60-х годах, выявилась возможность использовать в качестве объекта исследования наряду с целым нервным волокном и его поверхностную мембрану. Последняя после выдавливания из нее цитоплазмы и заполнения ее солевым раствором способна длительно функционировать, генерируя и проводя нервные импульсы. Результаты, полученные в опытах на аксонах кальмара, служат хорошей иллюстрацией того, что в физиологии выбор объекта и метода часто определяет успех в решении стоящей перед исследователем задачи.

Повышение чувствительности современной аппаратуры позволило решить задачу регистрации и количественного учета многих процессов, протекающих в живой клетке. Одновременно с этим в настоящее время физиология располагает рядом способов воздействия на ход внутриклеточных физиологических процессов.

Особое значение в изучении физиологии клетки и решении многих проблем общей физиологии приобрела микроэлектродная техника, предложенная в 1946—1949 гг. Р. Джерардом с сотрудниками и получившая широкое распространение в физиологических лабораториях всего мира. Посредством стеклянных микроэлектродов с диаметром кончика менее 0,5 мк регистрируют с применением специальных электронных усилителей и малоинерционных электроизмерительных приборов трансмембранные потенциалы одиночных клеток. Таким способом определены особенности трансмембранных электрических потенциалов в разных возбуждаемых образованиях и в разных условиях, в том числе при изменении концентрации ионов и при действии различных веществ; изучена ионная проводимость и измерены электрические свойства (емкость, сопротивление) поверхностной мембраны клеток. Посредством микроэлектродного отведения удалось также зарегистрировать разность потенциалов между ядром и протоплазмой клетки.

Внутриклеточные микроэлектроды применяются и для воздействия на клетку: для электрического раздражения одиночных клеток и для введения в нее посредством электрофореза различных веществ, в частности, для изменения содержания отдельных ионов.

Физиологические исследования, проведенные при помощи микроэлектродной техники и многих биохимических и биофизических методик, выявили значение поверхностной мембраны в жизни клетки. Оказалось, что она является возбудимым образованием — генератором электрических потенциалов и что свойства поверхностной мембраны определяют транспорт различных веществ в клетку и из нее во внешнюю среду.

Создание А. Ходжкиным, Э. Хаксли и Б. Катцем в конце 40-х и в начале 50-х годов современной мембранной теории<sup>1</sup> возникновения биологических потенциалов явилось выдающимся достижением общей физиологии. Согласно одному из исходных представлений, на котором основывается эта теория, концентрация ионов  $K^+$  внутри клетки во много раз выше, а концентрация ионов  $Na^+$  ниже, чем в межклеточном пространстве. В состоянии покоя поверхностная мембрана клетки свободно проницаема для растворенных в цитоплазме ионов  $K^+$  и малопроницаема для находящихся во внешней среде ионов  $Na^+$ ; при возбуждении мембрана становится свободно проницаемой и для ионов  $Na^+$ .

В покое в результате направленного наружу тока ионов  $K^+$  держится постоянная разность потенциалов по обе стороны мембраны (мембранный потенциал покоя), и последняя оказывается поляризованной. При возбуждении происходит лавинообразное нарастание проводимости натрия, превышающее проводимость калия, и ионы  $Na^+$  проникают в клетку из внешней среды. Мембрана при этом деполяризуется и даже приобретает заряд противоположного знака. Такое изменение разности потенциалов по обе стороны клеточной мембраны представляет собой мембранный потенциал действия. Его особенностью является то, что он распространяется вдоль клеточной мембраны и может вызывать возбуждение смежных клеток.

Возникновению распространяющегося потенциала действия всегда предшествует местный процесс — нераспространяющаяся локальная деполяризация. Последняя должна достигнуть некоторой величины — критического уровня деполяризации, когда происходит быстро нарастаю-

<sup>1</sup> А. Ходжкин, Э. Хаксли и Дж. Экклс были удостоены в 1963 г. Нобелевской премии.

щая так называемая регенеративная деполяризация. Когда же потенциал действия достигает максимальной величины, проницаемость мембраны по отношению к ионам  $\text{Na}^+$  падает и происходит увеличение проводимости калия. Вследствие этого мембрана реполяризуется и приобретает исходный заряд.

Решающие доказательства мембранной теории были получены в экспериментах, в которых исследовалось влияние на потенциалы покоя и действия изменений концентрации ионов  $\text{K}^+$  и  $\text{Na}^+$  во внешней среде, в опытах с определением движения радиоактивных изотопов натрия и калия сквозь мембрану нервных волокон и экспериментах на изолированных мембранах гигантских аксонов, нейроплазма которых была заменена раствором хлористого калия. Все эти эксперименты убедительно доказали, что трансмембранные потенциалы обусловлены ионной проницаемостью поверхностной мембраны. Токи ионов калия и натрия зависят от разности их концентраций в цитоплазме и внешней среде. Поэтому выход  $\text{K}^+$  из клетки и поступление в нее  $\text{Na}^+$  называют пассивным транспортом ионов. Направление ионных потоков через мембрану в покое и при возбуждении Ходжкин и его сотрудники предложили определять, фиксируя напряжение на мембране и регистрируя проходящие через нее электрические токи.

От процессов пассивного ионного транспорта отличают активный транспорт ионов. Он осуществляется за счет энергии обмена веществ клетки и направлен против концентрационных градиентов ионов; из клетки выкачиваются ионы  $\text{Na}^+$  («натриевый насос») и в нее поступают ионы  $\text{K}^+$ . На наличие подобных процессов в сердечной мышце указывал еще в 1902 г. Е. Овертон на том основании, что содержание калия и натрия в сердце старика и юноши одинаково. Многочисленные экспериментальные доказательства наличия процессов активного ионного транспорта были получены в 50-х годах. В это же время выяснилось, что движение ионов против концентрационных градиентов происходит за счет энергии, освобождаемой при расщеплении АТФ под влиянием локализованной на мембране так называемой  $\text{Na}$ ,  $\text{K}$ -аденозинтрифосфатазы. Последняя активируется ионами калия на внешней поверхности мембраны и ионами натрия на внутренней ее поверхности, т. е. при тех сдвигах концентраций ионов, которые возникают в результате пассивного ионного транспорта.

Мембранная теория Ходжкина—Хаксли получила свое математическое выражение в виде модифицированных уравнений В. Нернста и системы дифференциальных уравнений, позволяющих предсказать, какие изменения претерпят биоэлектрические потенциалы при воздействиях на мембрану и при сдвиге ионных концентраций внутри и снаружи клетки.

Мембранная теория происхождения биоэлектрических потенциалов, разъяснив значение ионного транспорта в процессе возбуждения, поставила, как это всегда бывает при каждом крупном открытии в науке, перед исследователями большое число новых вопросов. Какова конструкция клеточных мембран и как она изменяется при раздражении? Каков механизм ионной проводимости в покое и при возбуждении? Имеются ли в мембране поры, избирательно пропускающие определенные ионы? Исследование этих вопросов, которыми настойчиво занимаются во многих лабораториях мира, является очередной и важной задачей физиологии и смежных с ней дисциплин. Избирательная проницаемость биологических мембран составляет основу представлений о функциях гисто-гематических и гемато-энцефалического барьеров. Возникла новая область

физиологии и биологической физико-химии — мембранология, занимающаяся изучением проницаемости различных мембран.

Идеи, лежащие в основе мембранной теории биоэлектрических потенциалов, оказали влияние на разработку различных проблем физиологии. Так, сложилось новое понимание природы процесса, обуславливающего автоматическую активность сердца. В 1952 г. С. Вейдман при помощи внутриклеточных микроэлектродов обнаружил, что в волокнах сердца, обладающих способностью к автоматии (их называют водителями ритма), в диастоле происходит медленная спонтанная деполяризация. Последняя, достигнув определенного уровня, вызывает распространяющийся потенциал действия, который служит импульсом, возбуждающим сокращение сердца. Анализ этого явления с позиций мембранной теории привел к экспериментально обоснованному выводу, что автоматия связана с особенностями ионной проницаемости мембраны волокон водителей ритма сердца.

### **Исследование проведения нервных импульсов**

Микроэлектродная техника позволила выяснить механизм проведения возбуждения в нервах и мышцах. Была доказана справедливость гипотезы Л. Германа (1899), согласно которой потенциал действия, возникший в одной клетке или в одном участке нервного волокна, действует как раздражитель на другие клетки или нервные волокна. При этом оказалось, что амплитуда потенциала действия в 4—7 раз превышает пороговое напряжение, необходимое для вызова возбуждения. Это обеспечивает надежность проведения.

В 40—50-х годах И. Тасаки и другие показали, что возбуждение в миелиновых нервных волокнах распространяется не непрерывно вдоль всего волокна, а скачкообразно от одного перехвата Ранвье к другому. Согласно современным представлениям, перехваты Ранвье выполняют функции ретрансляционных станций, генерирующих импульсы такого напряжения, которое достаточно для возбуждения следующего перехвата. Миелиновая же оболочка, покрывающая межперехватные участки, служит изолятором. Такой тип проведения обеспечивает большую скорость по сравнению со скоростью непрерывного проведения, имеющего место в безмиелиновых нервных волокнах, отсутствие постепенного затухания импульса и большую энергетическую экономичность проведения.

### **Изучение двигательных функций**

Разработка этой фундаментальной проблемы физиологии шла в двух направлениях: исследовались связи между возбуждением и сокращением мышечного волокна и механизм сократительного процесса. Для обоих направлений большое значение имели данные электронной микроскопии, выявившие структуру внутриклеточных образований, осуществляющих сопряжение возбуждения и сокращения и сам сократительный акт.

Современный этап в изучении двигательной функции клетки берет свое начало с основополагающих открытий В. А. Энгельгардта и М. Н. Любимовой и А. Сцент-Дьердьи. Энгельгардт и Любимова в 1939 г. установили, что сократительный белок мышцы — миозин — обладает аденозинтрифосфатазной активностью; двумя годами позже они показали, что при взаимодействии искусственно приготовленных миозиновых нитей с АТФ изменяются их механические свойства. А. Сцент-Дьердьи (Нобелевская

премия, 1937) в 1942 г. обнаружил в мышце белок актин и показал, что актомиозиновые нити укорачиваются под влиянием АТФ. В свете этих открытий стало ясно, что освобождающаяся при расщеплении АТФ химическая энергия при посредстве мышечных белков превращается в механическую. В дальнейшем было обнаружено, что АТФ имеет такое же значение и в других клетках и их структурах, обладающих подвижностью, — в жгутиках подвижных одноклеточных организмов, в хвостах сперматозоидов, в ресничках мерцательного эпителия и тому подобных образованиях. Во всех этих структурах сократительные белки обладают энзиматической активностью — способностью расщеплять АТФ (см. главу 6). В итоге указанных открытий выявилось единство принципа функционирования, химической динамики и энергетики самых различных клеток, обладающих подвижностью. Вместе с тем они показали, что осуществление некоторых основных функций живого связано со свойствами молекул биополимеров.

На основе электронно-микроскопических и рентгеновских исследований Э. Хаксли (1957) создал теорию мышечного сокращения, согласно которой при сокращении происходит скольжение и сближение актиновых и миозиновых нитей, образующих миофибриллу. Механизм этого скольжения недостаточно ясен. По-видимому, оно происходит вследствие конформационных изменений миозиновых нитей, которые тянут или толкают нити актина.

Ход событий при мышечном сокращении представляют в настоящее время следующим образом. Потенциал действия, возникающий в постсинаптической мембране концевой пластинки нерва под влиянием проходящего по нему импульса, деполяризует всю поверхностную мембрану мышечного волокна. Волна деполяризации распространяется и на мембраны саркоплазматической сети, представляющей собой аппарат сопряжения возбуждения и сокращения. Трубочки ретикулума, обволакивающие фибриллы внутри мышечного волокна, при деполяризации становятся проницаемыми для аккумулированных в них ионов кальция. Последние, поступая к миофибриллам, активируют АТФазные центры миозина. Это приводит к расщеплению АТФ, в результате которого освобождается значительное количество энергии, используемой на развитие напряжения или сокращение мышцы. Ионы кальция выполняют таким образом роль пускового механизма (триггера) энзиматических реакций и механо-химических процессов.

По достижении максимума сокращения начинается обратный переход ионов кальция в концевые трубочки саркоплазматического ретикулума. Этот процесс, требующий затраты энергии, происходит при участии активируемой ионами магния АТФазы. Механизм обратного поступления ионов кальция (активного транспорта) получил название кальциевого насоса. Когда в результате его работы концентрация ионов кальция падает ниже определенного уровня, расщепление АТФ миозином прекращается и состояние сокращения сменяется расслаблением. Изучение мышечного сокращения и активного транспорта ионов показало, что трансформация химической энергии в механическую или осмотическую совершается при обязательном участии ферментов, локализованных в миофибриллах или поверхностных и внутриклеточных мембранах.

Теория мышечного сокращения и теория сопряжения возбуждения и сокращения развиты за последние 10—15 лет. Отличающиеся солидной обоснованностью и подлинным изяществом мысли, они явились результатом комплексной работы специалистов разного профиля, владеющих

методами разных областей знания. Они показывают, что крупные открытия и новые концепции в наше время чаще всего возникают на пересечении путей разных наук.

### Изучение возбуждения и торможения

На протяжении последних 25 лет много нового внесено в проблему передачи возбуждения в синапсах на периферии и в центральной нервной системе. Электронно-микроскопические исследования выявили структуру синапсов и показали наличие двух мембран — пре- и постсинаптической, — а также щелей между ними, толщиной в 200—500 Å. В нервных окончаниях обнаружено множество мельчайших пузырьков, в которых, как считают, содержится медиатор в неактивной форме. При поступлении к нервному окончанию нервного импульса пресинаптическая мембрана деполяризуется и медиатор диффундирует через нее в синаптическую щель. Здесь он оказывает деполяризующее действие на постсинаптическую мембрану — возникает постсинаптический потенциал, возбуждающий нервную, мышечную или железистую клетку, на которой расположен данный синапс. Наиболее распространенным медиатором в синапсах периферической и центральной нервной системы оказался ацетилхолин. Последний при его выделении в синаптическую щель взаимодействует со специфическим белком постсинаптической мембраны — холинорецептором, структура которого определена в самое последнее время. Медиатором в симпатической нервной системе, как показал У. С. Эйлер<sup>1</sup> (1946), оказался норадреналин. Имеются данные о наличии в центральной нервной системе и других медиаторов; к ним предположительно относят гамма-аминомасляную кислоту и глицин, образующиеся в тормозных синапсах, а также серотонин и некоторые другие вещества.

Значительный прогресс достигнут за последние 25 лет также в изучении природы торможения в центральной нервной системе.

Одним из наиболее дискуссионных был вопрос о том, является ли торможение самостоятельным процессом, отличным от возбуждения, или же, как это считали Н. Е. Введенский и А. А. Ухтомский (Ленинская премия, 1931), возбуждение и торможение — два проявления единого по своей природе процесса. Оказалось, что в центральной нервной системе имеются специальные тормозные пути и тормозные нейроны, открытые впервые в 1941 г. Б. Реншоу в спинном мозгу. В дальнейшем тормозные нейроны были обнаружены и в других отделах центральной нервной системы. Особенно значительный вклад в разработку этой проблемы был внесен в 50—60-х годах Дж. Экклсом (Нобелевская премия, 1963).

В настоящее время выяснено, что отростки тормозных нейронов образуют на теле других нервных клеток тормозные синапсы, в которых синтезируются тормозные медиаторы. Под влиянием приходящих импульсов в тормозном синапсе выделяется тормозной медиатор, вызывающий гиперполяризацию постсинаптической мембраны (тормозной постсинаптический потенциал). Это приводит к ослаблению возбуждающего постсинаптического потенциала, что препятствует возникновению возбуждения или затормаживает его, если оно уже развилось. Гиперполяризация

<sup>1</sup> За раскрытие механизма передачи нервного импульса через синапс с участием нейротрансмиттеров и медиаторов У. С. Эйлер совместно с Дж. Аксельродом и Б. Катцем были удостоены в 1970 г. Нобелевской премии.



мембраны нейронов при тормозящих его активностях раздражения обнаружена посредством микроэлектродного отведения мембранных потенциалов от одиночных клеток центральной нервной системы.

Таким образом, благодаря исследованиям на новом методическом уровне выяснен принципиально важный вопрос о природе центрального торможения, служивший предметом дискуссий на протяжении нескольких десятилетий.

### **Физиология памяти**

Проблема физиологических и физико-химических механизмов памяти оформилась в рамках нейро- и общей физиологии в самое последнее время. Ее экспериментальное изучение в ряде лабораторий мира начато лишь в последние 12—15 лет. В настоящее время обрисованы контуры разработки этой увлекательной и актуальной проблемы. Получены данные, которые ориентируют исследовательскую мысль в новых перспективных направлениях. Можно с уверенностью сказать, что физиология находится здесь на пороге замечательных открытий.

Установлено, что имеется два качественно различных вида памяти: кратковременная и долговременная. Первая — память на недавние события — очень неустойчива. В многочисленных экспериментах доказано, что чрезвычайные раздражители — травма мозга, разряд электрического тока, наркоз, сильное и быстрое охлаждение — «стирают» память на обучение или на события, непосредственно предшествующие действию этого раздражителя. Кратковременная память, или начальная стадия запоминания, согласно современным представлениям, имеет электрическую природу. По-видимому, она обусловлена циркуляцией импульсов по замкнутым нейронным кругам.

Долговременная, сохраняющаяся многие годы, а иногда и всю жизнь, память отличается устойчивостью. Уже один этот факт натолкнул исследователей на мысль, что следы событий и обучения фиксируются в форме морфологических или химических изменений в нервных клетках или окружающей их глии. Экспериментальные данные последних лет дали веские доводы в пользу гипотезы молекулярной природы памяти. Дж. Мак Коннел с соавторами в 1959 г. сообщил о наблюдениях над плоскими червями (планариями), у которых вырабатывали условные оборонительные рефлексy на свет. После рассечения такого червя на две половины и регенерации каждой половины у обоих регенерировавших червей условные рефлексy образуются значительно быстрее, чем у интактных. Через три года этот же исследователь сообщил, что у планарии каннибала скорее вырабатываются условные оборонительные рефлексy в том случае, когда она поедает других планарий, у которых были выработаны оборонительные рефлексy, чем тогда, когда она питается «необученными» особями.

Имеются веские основания полагать, что явления долговременной памяти вообще и, в частности, описанные наблюдения над планариями связаны с синтезом рибонуклеиновой кислоты и белков. Так, отмечалось, что введение планариям фермента рибонуклеазы приводит к исчезновению выработанных условных рефлексов. Показано также, что инъекция в мозг рибонуклеазы вызывает у млекопитающих нарушения выработанных ранее условных рефлексов и препятствует образованию новых. Аналогично действуют на условные рефлексy у золотой рыбки и крысы антибиотик пуромидин и некоторые другие вещества, блокирующие синтез РНК и останавливающие рост полипептидной цепи на рибосомах. Эти данные приводят к выводу об участии РНК и синтезируемого белка в молекуляр-

ной организации памяти индивидуума, в консолидации и длительном закреплении следов обучения. Прямое экспериментальное подтверждение такого вывода дал Е. М. Крепс (1957), который обнаружил, что при образовании условного рефлекса на звук в слуховой области коры у собак ускоряется обновление фосфора в молекуле РНК. Начиная с 1959 г. Г. Хиден опубликовал большую серию исследований, в которых он доказывал, что механизм долговременной памяти заключается в изменении последовательности нуклеотидов в молекуле РНК в клетках мозга, а это приводит к изменению синтеза в них белков и ферментов. Высказывается также мнение о влиянии на молекулу ДНК и активацию синтеза белков в нервных клетках повторного поступления импульсов к нейронам. Эти идеи, бесспорно, навеяны успехами в изучении нуклеиновых кислот и выяснении их значения в хранении генетической информации.

Возможно, однако, что в механизме долговременной памяти важную роль играет не изменение структуры, а активация синтеза нуклеиновых кислот и белков, приводящая к морфологическим изменениям. Последние сводятся к увеличению числа межнейронных связей и образованию новых синапсов, передающих импульсы от одного нейрона к другому. Такая гипотеза в какой-то мере объединяет современные представления о роли нуклеиновых кислот в синтезе белков и образовании клеточных структур с идеей нейроморфолога С. Рамон-и-Кахала<sup>1</sup> (начало XX в.), предполагавшего, что память связана с прорастанием отростков нервных клеток в определенном направлении.

Совершенно неясной стороной проблемы остается связь между кратковременной и долговременной памятью. По-видимому, процессы, разыгрывающиеся на поверхностной мембране нервных клеток в первую стадию запоминания и обучения, через посредство эндоплазматического ретикула, тесно связанного с рибосомальным аппаратом, влияют на структуру и синтез РНК и белка. Изучение интимных механизмов этих явлений, раскрытие природы памяти и способов воздействия на нее — грандиозные и актуальные задачи физиологии ближайшего будущего.

\* \* \*

Успешная разработка в последние десятилетия как перечисленных, так и ряда других проблем общей физиологии на клеточном и субклеточном уровнях приблизила к пониманию основ функционирования живого. Постепенно все более рассеивается таинственная мгла, скрывавшая от глаз исследователя сущность жизнедеятельности клеток, все яснее вырисовывается картина молекулярных физиологических процессов. Сбывается предвидение Павлова, который в 1897 г. говорил, что клеточная физиология должна прийти на смену органной физиологии и что ее можно считать предвестницей последней ступени в науке о жизни — физиологии живой молекулы.

### Физиология и кибернетика

Важное значение для развития физиологии приобрели за последние два десятилетия кибернетика, теория информации и теория автоматического регулирования. Они позволили по-новому оценить некоторые давно известные факты и идеи.

<sup>1</sup> За работы по структуре нервной системы С. Рамон-и-Кахал совместно с К. Гольджи были удостоены в 1906 г. Нобелевской премии.

Так, раскрылось универсальное значение принципа обратной связи в регуляции и саморегуляции функций. В настоящее время показано, что регуляция самых важных физиологических процессов в целостном организме и его системах контролируется состоянием регулируемого аппарата — обратными связями между ним и нервными и гуморальными регуляторами. Большая роль в регуляции принадлежит интрорецепторам, хорошо изученным многими морфологами и физиологами (В. Н. Черниговской и др.). Будучи широко рассеянными во всех органах и тканях, интрарецепторы сигнализируют центральной нервной системе о состоянии иннервируемого ими субстрата.

Обратные связи обнаруживаются не только при исследовании нервной регуляции и не только в целостном организме, но и на любом уровне организации живого — клеточном, субклеточном и даже молекулярном уровне — всюду, где имеются саморегуляторные процессы. Примером обратной связи на молекулярном уровне может служить аллостерическое ретроингибирование энзиматической реакции продуктами, образующимися в ходе этой реакции. Распространяя на работу организма идеи кибернетики и теории автоматического регулирования, исследователи пришли к заключению, что процессы саморегуляции в пределах любого уровня биологической организации осуществляются благодаря наличию замкнутых контуров с прямыми и обратными связями, определяющими начало, ход протекания и окончание разных актов деятельности или процессов метаболизма.

На основе идей кибернетики как учения об общих принципах управления и связи в сложных динамических системах подведены теоретические основы под концепцию, согласно которой организм рассматривается в качестве самоорганизующейся и саморегулирующейся системы высокой степени сложности. При этом любая функция организма и его структур трактуется как сложная система определенным образом организованных в пространстве и времени процессов.

О том, что организм является крайне сложной системой, состоящей из почти бесконечного ряда частей, связанных друг с другом и в виде единого комплекса с внешней средой, писал Павлов. Понятию системы близка идея А. А. Ухтомского (1932—1935) о нервных центрах как «рабочих ансамблях» и «физиологических констелляциях», складывающихся в зависимости от характера раздражений, действующих на центральную нервную систему. Представление о «функциональных системах», лежащих в основе организации физиологических процессов целостного организма, развивал в 30-х годах также П. К. Анохин (Ленинская премия, 1972). В конце 40-х годов Л. Бергаланфи выступил с обоснованием теории биологических систем. По его определению, система — это комплекс элементов, находящихся во взаимодействии. Биологические системы относятся к открытым; они характеризуются тем, что остаются относительно постоянными, несмотря на непрерывно совершающиеся в них изменения веществ и энергии.

В настоящее время стало совершенно ясным, что определенная пространственно-временная организация физиологических процессов свойственна не только целостному организму, но и всем его органам, тканям, отдельным клеткам и даже субклеточным структурам (ядрам, митохондриям, мембранам и др.). Изучая их функции, физиолог всегда имеет дело со сложными динамическими системами, которые характеризуются непрерывным взаимодействием образующих данную систему структурных элементов и происходящих в них процессов и присущими данному уровню биологической организации механизмами управления и связи. Пос-

ледние отличаются многоконтурностью — многократным дублированием и иерархическим соподчинением, сочетаемым с некоторой автономностью. Каждая биологическая система реагирует как единое целое на любые воздействия внешней среды, причем характер ее реакций в большей мере определяется ее состоянием в данный момент.

Для системного подхода характерно синтетическое рассмотрение изучаемых явлений, включающее все углубляющийся анализ жизненных явлений. Для понимания внутренних связей, имеющих в любой системе физиологических процессов, необходимо одновременное исследование и сопоставление разных одновременно или последовательно происходящих процессов. Такое исследование вполне достижимо при использовании современных методик регистрации и изучения физиологических процессов, но требуемый от него эффект может быть получен лишь при дополнении этих методов новыми способами анализа и обработки информации, получаемой в ходе наблюдения и эксперимента. К последним в первую очередь относятся математические методы и современная вычислительная техника, определяющие характерную для нашего времени тенденцию к математизации физиологии.

В последние годы все шире используют непосредственно в эксперименте специализированные вычислительные (цифровые, аналоговые и гибридные) устройства, производящие математическую обработку результатов наблюдений. Для этого применяется интегрирование, дифференцирование, корреляционный и спектральный анализ, определение статистического распределения интервалов и амплитуд и многие другие математические методы вплоть до многомерного статистического анализа.

Другое применение математики в физиологии состоит в математическом и логико-математическом моделировании физиологических явлений и процессов.

Идея применения математического моделирования в физиологии для описания физиологических процессов не нова. Математическому моделированию кровообращения была посвящена одна из работ Л. Эйлера, занимавшего в 1727—1731 гг. кафедру физиологии в Петербургской академии наук. Математическую зависимость между некоторыми величинами, определяющими движение крови в сосудах, вывел в 40-х годах XX в. Ж. Пуазейль. Математические модели процессов, происходящих в возбудимых тканях, разработали в первой половине нашего столетия В. Нернст, А. В. Хилл, П. П. Лазарев, Н. Рашевски и многие другие. Однако применение математических методов в физиологии XIX — начала XX в. было нечастым явлением и его значение недооценивалось.

В наше время разработаны математические модели некоторых функций клеток, клеточных популяций, органов и их систем. Начиная с работы У. Мак-Каллока и Р. Питтса (1943) многое сделано в создании математических моделей нейронов и нейронных сетей. Рядом исследователей разработаны модели насосной функции сердца, движения крови по сосудистой системе, дыхания, терморегуляции и т. п.

Математические методы теории автоматического регулирования подсказали новые пути анализа процессов перехода от одного состояния к другому уровня деятельности к другому. Важность изучения этих процессов диктуется тем, что, по существу, вся жизнь организма есть непрерывный переходный процесс.

Успехи физико-химического анализа жизненных явлений уже в прошлом столетии привели к признанию того, что основной функцией живого является обмен веществ и энергии. Кибернетика и теория информации

внесли принципиально новое в понимание основ физиологических процессов, показав, что к обмену веществ и энергии как характеристике живой материи необходимо добавить обмен информации. Последний определяет согласованность функций внутри организма и его связь с внешней средой. Информацией для живого организма и его структур являются такие изменения внешней или внутренней среды, к восприятию которых организм специально приспособился в ходе эволюции и которые приобрели сигнальное значение. Это особая категория явлений, не сводимая к массе или энергии.

Исследование процессов обмена веществ и превращений энергии в живом организме составляют предмет биохимии и биофизики. Исследование же процессов обмена информации, процессов управления и связи в организмах, в их органах, тканях и клетках становится в наше время задачей новой научной дисциплины — физиологической кибернетики. Физиологическая кибернетика объединяет традиционные физиологические методы с кибернетическим анализом явлений, руководствующимся принципами системности и использующим математическое моделирование.

Ход развития физиологии, таким образом, приводит к тому, что, соответственно трем основным проявлениям физиологических функций — обмену веществ, обмену энергии и обмену информации, — она превращается в комплексную область знания. Физиология призвана синтезировать и обобщить данные трех отпочковавшихся от нее специальных наук — биохимии, биофизики и физиологической кибернетики. Таким рисуется будущее физиологии.

## Глава 12. БИОФИЗИКА <sup>1</sup>

Биофизика — одна из наиболее молодых биологических дисциплин. Еще задолго до ее формирования физические методы широко использовались при изучении различных биологических явлений. Микроскоп раздвинул горизонты биологического исследования и стал основным прибором биолога, благодаря которому только и могли возникнуть и развиваться такие дисциплины, как гистология и цитология. Физические методы измерения потенциалов создали электрофизиологию. Но это еще нельзя назвать биофизикой. Здесь еще нет применения физических методов для познания физико-химических явлений, протекающих в живых системах. Физические приборы просто помогли лучше изучить морфологическое строение организмов и более четко фиксировать протекание биологических и физиологических процессов. При этом ни обычные подходы, ни научное мышление исследователя не претерпели сколько-нибудь существенного изменения.

В современном понимании биофизика начала складываться на грани XIX—XX вв. Гораздо раньше, однако, в недрах других дисциплин возникали направления и отдельные эпизодические исследования, которые так или иначе были связаны с попытками найти физические подходы к пониманию нитимных механизмов, лежащих в основе биологических явлений, и получать прямую информацию о физико-химических реакциях, протекающих в биологических системах. Одним из первых шагов в этом направлении были работы А. Л. Лавуазье по применению первого закона термодинамики к энергетике живых организмов, относящиеся к концу XVIII в.

### Два истока биофизики

В формировании биофизики можно ясно обнаружить два истока. По мере развития физики в XX столетии и роста интереса к познанию сущности жизни усиливалась тенденция объяснять жизненные явления языком физических законов. Уже в первой половине XVIII в. предпринимались попытки использовать гидродинамические законы течения жидкостей по трубам для объяснения закономерности движения крови по сосудам кровеносной системы (Л. Эйлер). Открытие кристаллического состояния и некоторых аналогий в явлениях роста и размножения кристаллов и живых организмов послужило толчком к построению теорий кристаллического состояния живого вещества. Это направление стало развиваться особенно сильно после того, как было открыто наличие молекулярной упорядоченности в жидких системах и возникла пользовавшаяся большим успехом идея, что живое вещество является жидким кристаллом. Открытие пьезоэлектрического эффекта — способности кристаллов изменять свой объем

<sup>1</sup> В этой главе освещен период становления биофизики. Ее современное состояние см. в главе 23.

при наложении электрического потенциала — привело к попыткам объяснения через это явление сокращения поперечнополосатых мышц (В. К. Рентген). Была даже создана физическая модель мышц.

Большое значение для развития биофизики сыграли исследования немецкого физика и физиолога Г. Гельмгольца. Он выяснил механизм работы глаза как оптической системы и впервые с математической точностью определил скорость распространения возбуждения по нерву. К середине XIX в. относятся также попытки анализировать некоторые патологические биологические явления при помощи математических методов (Д. Бернулли, Л. Максвелл).

Вторым истоком биофизики оказалась физиология, в которой наряду с изучением физиологических процессов росло стремление раскрыть внутренние механизмы, лежащие в основе элементарных физиологических функций, опираясь на принципы физики и химии. Это стремление ярко проявлялось на протяжении всей истории физиологии.

Итальянец Л. Гальвани, опубликовавший в 1791 г. «Трактат о силах электричества при мышечном движении», пытался объяснить сокращение мышцы тем, что ее наружная поверхность заряжена отрицательным, а внутренняя — положительным электричеством, т. е., иными словами, мышца является лейденской банкой, а нерв — проводником, через который проходит электрический разряд. Его оппонент, физик А. Вольта, отрицавший вначале наличие животного электричества, впоследствии доказывал, что биоэлектрические потенциалы обусловлены наличием в тканях гальванических элементов. Существованием батареи таких элементов он объяснял мощные электрические разряды у скатов. Это представление получило всеобщее признание. Тем самым была поставлена проблема — как устроены эти химические элементы и в какой части тела они помещаются у организмов.

Основатель электрофизиологии Э. Дю-Буа-Реймон еще в 40-х годах XIX в. выдвинул гипотезу о строении этого биоэлектрического элемента, согласно которой в мышцах должны быть заключены особые «периполярные молекулы», состоящие из двух диполярных молекул, обращенных друг к другу положительными, а наружу отрицательными полюсами, которые при повреждении распадаются. Показательно, что даже такие физиологи, как Клод Бернар, считавшие, что понимание «гармонии всего организма» не может быть достигнуто на основании физики и химии, все же признавали, что объяснение отдельных элементарных жизненных явлений на физико-химической основе является основной задачей физиологии.

Некоторые физиологи успешно вели исследование интимных механизмов физиологических функций, применяя физико-химические подходы. Так, И. М. Сеченов, изучая процесс дыхания у высших животных и пытаясь выявить количественную сторону этого процесса, был поставлен перед необходимостью оценить растворимость кислорода и углекислоты в плазме крови. Исследуя растворимость этих газов в водных растворах солей, он вывел закон растворимости газов в зависимости от их концентрации, известный под названием правила Сеченова. Этот закон позволил ему количественно описать дыхательный процесс в легких животных.

В середине XIX в. в физиологии растений также ставились вопросы, которые позже стали проблемами биофизики. В 1845 г. Р. Майер обнаружил, что функцией зеленых растений является превращение физической энергии света в энергию химическую, являющуюся основой биоэнергетики. Тем самым была поставлена одна из основных проблем биофизики — выяснение механизма перехода физической энергии в химическую.

В 60-х годах XIX в. в связи с необходимостью объяснения клеточного тургора внимание физиологов растений было привлечено к явлению осмо-



са. В 1870 г. для определения осмотического давления в живых клетках растений Г. де Фриз разработал широко известный осмометрический метод. Стали формироваться представления о роли оболочки клетки как осмотической мембраны в регуляции водного баланса клеток. Вырисовывалась широкая проблема выявления механизмов проницаемости клеточных оболочек для различных веществ. Биофизический характер носили классические исследования К. А. Тимирязева, в которых была установлена связь между поглощением света в различных участках спектра и интенсивностью фотосинтеза.

Все подобные работы, относившиеся к компетенции физики и физиологии, сыграли большую роль в формировании на грани XIX и XX вв. уже двух чисто биофизических направлений — в рамках физико-математических и биологических наук. Оба они развивались в дальнейшем своими, специфическими путями.

### Биофизические исследования в физике

Интерес физиков к биологии в XIX в. непрерывно возрастал. Одновременно и в биологических дисциплинах усиливалась тяга к физическим методам исследования. Последние все шире проникали в самые различные области биологии. С помощью физики расширяются информационные возможности микроскопа. В начале 30-х годов XX в. появляется электронный микроскоп. Эффективным орудием биологического исследования становятся радиоактивные изотопы, все более совершенствующаяся спектральная техника, рентгеноструктурный анализ. Расширяется сфера применения рентгеновых и ультрафиолетовых лучей; электромагнитные колебания используются не только как средства исследования, но и как факторы воздействия на организм. Широко проникает в биологию и, особенно физиологию, электронная техника.

Наряду с внедрением новых физических методов развивается и так называемая молекулярная биофизика. Добившись огромных успехов в познании сущности неживой материи, физика начинает претендовать, пользуясь традиционными методами, на расшифровку природы живой материи. В молекулярной биофизике создаются весьма широкие теоретические обобщения с привлечением сложного математического аппарата. Следуя традиции, биофизик стремится в эксперименте уйти от очень сложного («грязного») биологического объекта и предпочитает изучать поведение выделенных из организмов веществ в возможно более чистом виде. Большое развитие получает разработка различных моделей биологических структур и процессов — электрических, электронных, математических и т. п. Создаются и изучаются модели клеточного движения (например, ртутная капля в растворе кислоты, совершающая ритмические движения, подобно амебе), проницаемости, нервного проведения. Большое внимание привлекает, в частности, модель нервного проведения, созданная Ф. Лилли. Это железное проволочное кольцо, помещенное в раствор соляной кислоты. При нанесении на него царапины, разрушающей поверхностный слой окисла, возникает волна электрического потенциала, которая очень похожа на волны, бегущие по нервам при возбуждении. Изучению этой модели посвящается много исследований (начиная с 30-х годов), использующих математические методы анализа. В дальнейшем создается более совершенная модель, базирующаяся на кабельной теории. Основой ее построения явилась некоторая физическая аналогия между распределением потенциалов в электрическом кабеле и нервном

волокне, поскольку и в том и в другом имеется хорошо проводящая сердцевина и плохо проводящая оболочка. Благодаря этой модели получила распространение точка зрения, согласно которой ведущую роль в проведении импульсов по нерву играет электрический потенциал, вызывающий перемещение ионов. Однако физико-химическая интерпретация положений кабельной теории встретила значительные затруднения.

Возникновение в физике квантовых представлений открыло новую страницу и в молекулярной биофизике. Для объяснения биологического действия ультрафиолетового и ионизирующих излучений в 20-х годах XX в. создается математическая теория мишени (К. Блау, Е. Альтенбургер, С. Дессауэр). Согласно этой теории, поражающий эффект осуществляется только теми квантами этих излучений, которые попадают в гипотетический чувствительный объем (мишень). Проводится много исследований по теоретическому осмысливанию этой мишени, с объемом и формой которой связывают, например, радиочувствительность. Для получения совпадения теоретических кривых с реальными биологическими закономерностями, связывающими дозу и смертность, непрерывно усложняют математический аппарат. Несмотря на усиленные поиски реальных биологических образований в клетках, которые по своей геометрии отвечали бы этой теории, найти их тем не менее не удалось.

Венцом теории мишени стали работы Д. Ф. Ли (1946), который, отказавшись от попытки широкого применения этой теории к фотобиологии, доказывал ее применимость при объяснении мутагенного действия излучений и инактивации вирусов. Неувязки в расчетах привели к разработке ее «исправленного» варианта — «теории попаданий» (Н. В. Тимофеев-Ресовский, К. Д. Циммер). Согласно последней, поражение вызывает не только квант энергии, попадающей в мишень, но и те кванты, которые попадают в некоторую зону, прилежащую к мишени. Из этой зоны кванты мигрируют к мишени. Основанием подобной концепции явилось открытие явления миграции квантов в кристаллах.

Теория мишеней и попаданий пользовалась довольно большим успехом в радиобиологии и сыграла известную роль в прогрессе этой науки. С ростом интереса к изучению реальных химических процессов, совершающихся в живых системах под воздействием радиации, она стала сходиться со сцены. Однако для дальнейшего развития молекулярной биофизики она сослужила добрую службу, явившись одной из отправных точек для возникновения генетических представлений: мишенью радиации стали гены, расположенные на хромосомах.

По мере развития и конкретизации представлений о природе и механизмах генетической информации центром внимания молекулярной биофизики становится физика нуклеиновых кислот. Это направление все больше сближается с возникшей в последние десятилетия молекулярной биологией, исследующей биохимические основы наследственной информации, строение и синтез белков, роль ферментативных факторов. Для этих исследований молекулярная биология нуждается в физических методах — структурном анализе, электронной микроскопии, в концепциях математической физики. Путь физики в биологию был предначертан в широко известной книге немецкого физика Э. Шредингера<sup>1</sup> «Что такое жизнь с точки зрения физики?» (1945), показавшей, что вопросы теоретической генетики весьма близки физикам.

<sup>1</sup> За разработку современных методов квантовой механики Э. Шредингеру была присуждена в 1933 г. Нобелевская премия по физике.

Остальные области молекулярной биофизики пользуются меньшей популярностью. Среди них следует отметить математическую биофизику, лидером которой является Н. Рашевский. Математическая биофизика связана со многими областями биологии. Она не только описывает в математической форме количественные закономерности таких явлений, как рост, деление клеток, возбуждение, но и пытается анализировать сложные физиологические процессы высших организмов. В США школой Рашевского издается журнал «Математическая биофизика».

### **Биофизические исследования в биологии**

Сильным толчком для формирования биофизики послужило возникновение в конце XIX — начале XX в. физической химии, продиктованное необходимостью выявления механизмов, лежащих в основе химического взаимодействия. Эта новая дисциплина сразу же привлекла к себе внимание биологов тем, что она открывала возможность познания физико-химических процессов в тех «грязных», с точки зрения физика, живых системах, с которыми им трудно было работать. Ряд направлений, возникших в физической химии, породил такие же направления в биофизике.

Одним из крупнейших событий в истории физической химии была разработка С. Аррениусом (Нобелевская премия, 1903) теории электролитической диссоциации солей в водных растворах (1887), вскрывшая причины их активности. Эта теория вызвала интерес физиологов, которым была хорошо известна роль солей в явлениях возбуждения, проведения нервных импульсов, в кровообращении и т. д. Уже в 1890 г. молодой физиолог В. Ю. Чаговец выступает с исследованием «О применении теории диссоциации Аррениуса к электромоторным явлениям в живых тканях», в котором попытался связать возникновение биоэлектрических потенциалов с неравномерным распределением ионов (см. также главу 3). Несколько позже с аналогичными соображениями выступил американский биолог Ж. Лёб, признавший позже приоритет Чаговца.

В перенесении физико-химических представлений на биологические явления принимает участие целый ряд основоположников физической химии. Исходя из явления движения ионов солей, В. Нернст (1908) сформулировал свой известный количественный закон возбуждения: порог физиологического возбуждения определяется количеством перенесенных ионов. Физик и химик В. Оствальд разработал теорию возникновения биоэлектрических потенциалов, основанную на допущении наличия на поверхности клетки полупроницаемой для ионов мембраны, способной разделять ионы противоположных зарядов. Тем самым были заложены основы биофизического направления в толковании проницаемости и структуры биологических мембран в широком смысле (см. также главу 11).

### **Разработка коллоидной теории и кинетики протоплазматических процессов**

Созданное в физической химии учение о коллоидных растворах также быстро становится достоянием биологии. В нем многие увидели ключ к разгадке структуры протоплазмы.

Вокруг вопроса о строении протоплазмы в начале XX в. возникла оживленная дискуссия. Гистолог В. Флемминг утверждал, что протоплазма свойственна фибриллярная структура, а Р. Альтман в результате исследований тех же объектов пришел к выводу, что протоплазма построе-

на из микроскопических гранул. О. Бюкли, пользовавшийся методом прижизненных наблюдений, придерживался мнения, что протоплазма представляет собой жидкий коллоид и что коллоидные частицы белка окружены слоем липидов, играющих роль эмульгатора. Этот спор сыграл положительную роль, так как в итоге привел к твердому заключению, что протоплазма является коллоидальной системой. Это в свою очередь послужило толчком к исследованию различных свойств биокolloидов клетки.

Выдающееся значение в этом направлении имела работа русского исследователя В. В. Лепешкина «Коллоидное строение протоплазмы» (1922). Лепешкин пришел к выводу, что элементом коллоидальной системы являются комплексы липидов с белками, которые он назвал витаидами. Такие комплексы непрочны и при повреждающих воздействиях легко разрушаются. Идея Лепешкина оказалась плодотворной. Она вызвала массу исследований, в которых было окончательно доказано, что белки находятся в протоплазме в состоянии липопротеиновых комплексов.

В дальнейшем исследования в области коллоидной химии протоплазмы выявили ряд особенностей, характерных для живых клеток, прежде всего, вязкость протоплазмы. Для измерения этого важнейшего показателя коллоидного состояния были разработаны специальные биофизические методы, которые позволили производить эти измерения в пределах одной клетки с большой точностью (наблюдение за оседанием тяжелых частиц и кинорегистрация броуновского движения частиц).

Большой вклад в изучение вязкости протоплазмы внесла школа Л. Гейльбруна. Исследователями этой школы было установлено, что изменения вязкости связаны с физиологическим состоянием клетки. Так, при всяком переходе из состояния покоя к работе, например при проведении возбуждения, происходит повышение вязкости протоплазмы вплоть до ее превращения в гель. Гейльбрун (1928) доказывал, что увеличение вязкости связано с тем, что возникающая при возбуждении реакция приводит к высвобождению связанного кальция, который вызывает обратимую коагуляцию белков. В дальнейшем в опытах на крупных растительных клетках было установлено, что при распределении возбуждения «застудневание» наблюдается там, где возникает электрическая активность, и именно в зоне такого «застудневания» происходят активные химические процессы. Ионно-коллоидное направление особенно интенсивно развивалось в Германии, где ведущую роль играла школа профессора Р. Гебера в Киле (10—20-е годы), известного своими исследованиями по влиянию кислотности на взаимодействие ионов солей с биокolloидами. Он же впервые установил высокую электропроводность живых клеток для токов высокой частоты, показав, что она соответствует количеству находящихся в клетках свободных ионов солей. Эта электропроводность получила название внутренней электропроводности. Фундаментальная монография «Физическая химия клетки и ткани» (1926) Гебера долгое время служила для биофизиков настольной книгой.

Еще в конце XIX в. в физической химии возникло учение о скоростях развития химических реакций (химическая кинетика). Работы Я. Вант-Гоффа (Нобелевская премия, 1901), установившего зависимость между скоростью химических реакций и температурой, служили основой, на которой аналогичное направление развивалось и в биофизике. Изучение температурных коэффициентов физиологических реакций сразу же обнаружило, что скорость протекания этих реакций увеличивается с повышением температуры. Аррениус углубил кинетические представления и

ввел понятие энергии активации как характерного показателя реакционной активности. Его известное уравнение открыло возможность определять энергию активации на живых неповрежденных клетках и тем самым описывать особенности реакций, протекающих в организмах. Совместно с микробиологами Аррениус пытался определять кинетические параметры иммунологических реакций у бактерий. Его книга «Количественные законы биологической химии» (1926) послужила введением в биологическую кинетику. Впоследствии появилось много исследований по определению физико-химических параметров реакций, протекающих при различных биологических процессах (сокращение сердца, клеточное деление, поражение повреждающими агентами и т. д.).

Температурные характеристики Аррениуса стали использовать для вскрытия механизмов и объективной оценки биологической активности химических соединений, например дезинфицирующего эффекта на бактериях (К. Бирштейн).

Существенный вклад в теоретические представления о физических особенностях протоплазмы внес американский исследователь В. Крозье в 20-х годах XX в. Чтобы объяснить парадоксальный факт, что сложные биологические системы дают простые кинетические кривые, он разработал теорию «узкого места», согласно которой при снятии температурных характеристик со сложной системы последовательных реакций общий ответ соответствует только одной, наиболее медленной из протекающих реакций. Эта закономерность была в дальнейшем подтверждена большим количеством экспериментальных исследований.

### Работы Ж. Лёба

Крупную научную и организационную роль в формировании биофизики и разработке ее методологической основы сыграл Ж. Лёб и его школа. Лёб неуклонно проводил идею физико-химической целостности биологических объектов, которая нашла отражение в его двух основных трудах — «Динамика живого вещества» (1905) и «Организм как целое с физико-химической точки зрения» (1926) — и легла в основу методологии новой науки. Возникло направление, которое начали называть физико-химической биологией. В основанном Лёбом в Америке «Журнале общей физиологии» начали публиковаться работы биофизического характера. Лёб отмечал близость новой дисциплины к физиологии, поскольку в ее основные задачи входило познание физико-химических механизмов элементарных физиологических функций — возбуждения, клеточного деления, роста, механической работы, формообразования, реакции организмов на воздействие внешних факторов (температуру, свет, электрическое поле) в условиях нормального физиологического состояния. Новое направление примыкало также к биохимии, и их общей основой было изучение химического строения живой материи и протекающих в ней физико-химических процессов.

Лёбу и его школе принадлежит ряд крупных открытий, продемонстрировавших продуктивность физико-химического подхода к анализу жизненных явлений. Им была создана теория антагонизма ионов различной валентности и показана роль антагонизма в биологических процессах. Настоящей сенсацией — и не только в научном мире — явились его исследования по дроблению яиц. Он показал, что этот процесс, вызываемый проникновением сперматозоидов, можно вызывать и химическими агентами (искусственный партеногенез). Лёб установил также особую

роль ионов водорода в поведении живого белка, создал и развил теорию элементарных актов ориентировки по отношению к свету, силе тяжести, электрическому полю (таксисы и тропизмы) на основе физико-химических реакций. В 1930 г. он основал на морской биологической станции Голд Спринг Харбор постоянный симпозиум по количественной биологии, на котором ежегодно обсуждались вопросы биофизики. В последний период жизни Лёб работал в Рокфеллеровском институте и оказывал сильное влияние на направление его исследований. Ему удалось увлечь своими идеями ботаника-физиолога У. Остергоута, который продолжал развивать его представления о роли ионов в развитии растений. Лёб впервые применил метод электропроводности к анализу ионных процессов в живых клетках и установил наличие характерных изменений электропроводности при возбуждении и повреждении клеток. Эти работы показали возможность оценивать по электропроводности физико-химическое состояние клеток и их жизнеспособность. Изучение пассивных электрических явлений составило самостоятельную ветвь биофизики.

### **Развитие физико-химических исследований в медицине**

Первые успехи физико-химических исследований в биологии, установивших роль солевых и водородных ионов и ионного антагонизма в поддержании водно-осмотического равновесия в живых клетках, обратили на себя внимание медиков, и уже в первом десятилетии XX в. были предприняты попытки использовать эти открытия для понимания патологических процессов. Клинические исследования показывали, что при отеках, нефритах, сердечно-сосудистых и нервных заболеваниях наблюдаются ионные сдвиги в крови. На основании экспериментальных данных Г. Шаде (1910) построил физико-химическую теорию воспалительного процесса. Согласно его представлениям, воспаление есть результат нарушения равновесия между водородными и гидроксильными ионами, приводящего к изменению коллоидного состояния протоплазмы. Он же детально выяснил роль коллоидного осмотического давления в поддержании водного равновесия между кровяным руслом и тканями организма и проанализировал условия, приводящие к возникновению патологических состояний.

Проникновение биофизики в медицину не ограничивалось работами школы Шаде. Почти одновременно ширится круг исследований по проблеме наркоза. Еще в 1899 г. Е. Овертон и Р. Майер независимо друг от друга обнаружили, что наркотический эффект, вызываемый различными соединениями, пропорционален их растворимости в липоидных веществах. Через 10 лет Ж. Траубе доказал, что между силой наркотического действия и физико-химическим явлением — поверхностным натяжением — существует определенная количественная зависимость. Классическая теория Траубе, включавшая в себя липоидную теорию Овертона, сохранила все свое значение до настоящего времени, хотя впоследствии в нее и были введены некоторые поправки.

Интерес к так называемым электрокинетическим явлениям обнаружился в медицине после того, как было установлено, что на поверхности клеток бактерий, эритроцитов и лейкоцитов существует отрицательный электрический заряд (дзета потенциал), меняющийся на положительный только после гибели клеток. Многочисленными исследованиями было установлено, что этот потенциал определяет стабильность суспензий бактерий и препятствует слипанию эритроцитов в крови. Возникли

многочисленные и небезуспешные попытки использовать величину потенциала эритроцитов в диагностических целях (Х. Абрамсон и сотрудники).

В 40-х годах XX в. Абрамсон выдвинул интересную биофизическую теорию механизма миграции лейкоцитов к воспалительным участкам. Он обратил внимание на то, что на границе кровеносных сосудов и тканей, а также на границах воспалительного очага могут возникать вследствие неравномерного распределения ионов значительные градиенты электрических потенциалов, которые активируют направленное движение заряженных лейкоцитов.

Значение этих исследований выходило за рамки частного вопроса — миграции лейкоцитов в воспалительный очаг: возникал общий принципиально важный вопрос о роли тканевых и внутриклеточных потенциалов в биологическом транспорте веществ.

### Энергетическое направление

В 30-х годах XX в. в клеточной биофизике вслед за проникновением в нее кинетики, коллоидных представлений и электрохимии возникло энергетическое направление. До этого времени термодинамика, несмотря на многочисленные попытки ее применения к жизнедеятельности организмов, была чужда биологии. Как известно, термодинамическое равновесие в биологическом смысле равносильно смерти, поскольку оно приводит к деградации свободной энергии и образованию энтропии. В живой же клетке свободная энергия сохраняется на постоянном уровне и энтропия не возрастает. В связи с этим высказывалась точка зрения, что второй закон термодинамики неприменим к биологическим системам. Утверждали также, что в живых системах, в противоположность неживым, возможно превращение энтропии в свободную энергию. Известную ответственность за распространение такого взгляда несет Гельмгольц. Он считал весьма вероятным, что беспорядочному движению молекул в состоянии термодинамического равновесия в биологических системах противостоит их упорядоченное расположение, не допускающее падения энергии. По этому вопросу шли оживленные, но бесплодные дискуссии. В распоряжении биофизики еще не было четких теоретических принципов, которые позволили бы правильно применить положения второго закона термодинамики к биологическим процессам. Это стало возможно с появлением теории открытых систем.

В 30-х годах XX в. появились биофизические исследования, в которых с большой точностью изучался процесс теплообразования при мышечной и нервной деятельности. Это прежде всего классические исследования А. В. Хилла<sup>1</sup>, в которых при помощи оригинального термоэлектрического метода была выявлена картина хода мышечных сокращений в аэробных и анаэробных условиях (см. главу 3). Выведенные им кривые позволили установить кинетические временные закономерности фаз восстановления и действия и вычислить величины теплопродукции энергетических реакций. Полученные им данные открыли биохимикам путь к расшифровке конкретных химических реакций, поставляющих энергию для мышечного сокращения (см. главу 6).

<sup>1</sup> За раскрытие механизма мышечного сокращения А. В. Хилл совместно с О. Мейергофом был удостоен в 1922 г. Нобелевской премии.



## Биофизика в СССР

В 1919 г. в Москве П. П. Лазаревым был создан Институт биофизики. Основным направлением его деятельности стало изучение роли ионов в явлениях биологического возбуждения. Используя теорию Нернста, Лазарев (1916) разработал собственную ионную теорию возбуждения (см. также главу 3). Он связывал порог возбуждения не только с передвижением ионов, но и с нарушением их соотношений в результате антагонизма, открытого Лёбом. Нарушение соотношения между калием и кальцием приводит, по его мнению, к нарушению стабильности белков протоплазмы. Эту теорию он распространил и на рецепторную чувствительность органов чувств, связав, в частности, ионные процессы в светочувствительных пигментных системах с фотохимическими реакциями.

Характерной особенностью школы Лазарева была тесная связь между биофизическими и физиологическими исследованиями. В руководимом им институте наряду с виднейшими физиками и химиками (С. И. Вавилов, П. А. Ребиндер) работали и физиологи (И. Л. Кан, В. В. Ефимов). Его ученик С. В. Кравков создал школу биофизики зрения, которая плодотворно развивается в наше время. Успешно развивая теорию ионного антагонизма, Д. Л. Рубинштейн раскрыл роль в биологических явлениях антагонизма одновалентных ионов калия и натрия. Ему принадлежит также ряд солидных исследований по механизмам проницаемости.

## Глава 13. ГЕНЕТИКА.

### ЗАРОЖДЕНИЕ ХРОМОСОМНОЙ ТЕОРИИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Генетика — наука о наследственности и ее изменчивости — получила развитие в начале XX в., после того как исследователи обратили внимание на законы Г. Менделя, открытые в 1865 г., но остававшиеся без внимания в течение 35 лет. В короткий срок генетика выросла в разветвленную биологическую науку с широким кругом экспериментальных методов и направлений. Ее бурное развитие было обусловлено как запросами сельского хозяйства, нуждавшегося в детальной разработке проблем наследственности у растений и животных, так и успехами биологических дисциплин, таких, как морфология, эмбриология, цитология, физиология и биохимия, подготовивших почву для углубленного изучения законов наследственности и материальных носителей наследственных факторов. Название генетика было предложено для новой науки английским ученым У. Бэтсоном в 1906 г.

#### Опыты по гибридизации растений.

##### Накопление сведений о наследуемых признаках

Попытки понять природу передачи признаков по наследству от родителей детям предпринимались еще в древности. Размышления на эту тему встречаются в сочинениях Гиппократ, Аристотеля и других мыслителей. В XVII—XVIII вв., когда биологи начали разбираться в процессе оплодотворения и искать, с каким началом — мужским или женским — связана тайна оплодотворения, споры о природе наследственности возобновились с новой силой. Знаменитая борьба преформистов («анималькулистов» и «овистов») немало способствовала выяснению природы этого процесса у животных. У растений половая дифференциация была открыта Р. Я. Каммерариусом (1694), обнаружившим в опытах со пшпинатом, коноплей и кукурузой, что для завязывания плодов необходимо опыление.

Тем самым к концу XVII в. была подготовлена научная почва для начала опытов по гибридизации растений. Первые успехи в этом направлении были достигнуты в начале XVIII в. Полагают, что первый межвидовой гибрид получил англичанин Т. Фэйрчайлд при скрещивании гвоздик *Dianthus barbatus* и *D. caryophyllus*. С получением других гибридов практика гибридизации стала расширяться, но ботаники еще продолжали считать спорным вопрос о наличии двух полов у растений и их участии в оплодотворении. В 1759 г. Петербургская Академия наук для выяснения этого вопроса объявила даже специальный конкурс. Премии за работу «Исследование пола у растений» («Disquisitio de sexu plantarum») был удостоен в 1760 г. К. Линней, получивший межвидовой гибрид козлобородников (*Tragorogon*), легко дающих помеси в естественных условиях. Однако сути гибридизации и роли пыльцы в скрещивании Линней не понял. Научно обоснованное решение этого вопроса было достигнуто в опытах члена Российской Академии наук И. Г. Кельрейтера.

В 1760 г. Кельрейтер начал первые тщательно продуманные опыты по изучению передачи признаков при скрещивании растений. В 1761—1766 гг., почти за четверть века до Л. Спалланцани, изучавшего проблему скрещивания на животных

объектах, Кельрейтер в опытах с табаком, дурманом и гвоздиками показал, что после переноса пыльцы одного растения на пестик другого отличающегося по своим морфологическим признакам растения образуются завязи и семена, дающие растения со свойствами, промежуточными по отношению к обоим родителям. В результате Кельрейтер пришел к выводу фундаментальной важности: в формировании потомства и передаче признаков, прослеживаемых у потомков, принимают участие оба родительских организма. Кельрейтер ввел также метод обратных скрещиваний с одним из исходных родителей, благодаря чему ему удалось доказать наследование признаков и равноправие мужских и женских элементов в формировании дочерних особей. Точный метод скрещивания, разработанный Кельрейтером, обусловил быстрый прогресс в изучении наследственной передачи признаков.

В конце XVIII — начале XIX в. английский селекционер-растениевод Т. Э. Найт, проводя скрещивания различных сортов, столкнулся с проблемой сочетания признаков родителей у потомков. Подбирая разные пары для скрещиваний, он обнаружил, что каждый сорт характеризуется комплексом присущих ему мелких признаков. Число признаков, которыми два сорта отличаются друг от друга, тем больше, чем меньше степень их родства. Важным выводом Найта явилось обнаружение неделимости мелких признаков при различных скрещиваниях. Дискретность наследственного материала, провозглашенная еще в древности, получила в его исследованиях первое научное обоснование. Найту принадлежит заслуга открытия «элементарных наследственных признаков».

Дальнейшие существенные успехи в развитии метода скрещиваний связаны с французской школой селекционеров, особенно с ее наиболее яркими представителями — О. Сажрэ и Ш. Нодэном. Интересы обоих ученых формировались под непосредственным влиянием Кельрейтера и Найта. Они сделали шаг вперед в отношении подбора объектов исследований, целиком перейдя к опытам с относительно быстро развивающимися растениями (овощными культурами), вегетационный цикл которых ограничивается несколькими месяцами. Излюбленными объектами Сажрэ и Нодэна стали представители семейства тыквенных.

Крупнейшим достижением Сажрэ явилось обнаружение феномена доминантности. При скрещивании сортов, различающихся наследственными задатками, он нередко наблюдал подавление признака одного родителя признаком другого. Это явление в максимальной степени проявлялось в первом поколении после скрещивания, а затем подавленные признаки снова выявлялись у части потомков следующих поколений. Тем самым Сажрэ подтвердил, что элементарные наследственные признаки при скрещиваниях не исчезают. К этому же выводу вполне самостоятельно пришел и Нодэн в 1852—1869 гг. Но Нодэн пошел еще дальше, приступив к количественному изучению перекомбинации наследственных задатков при скрещиваниях. Видимо, он сознавал, что именно количественное описание результатов скрещиваний может дать в руки исследователей ту нить, которая позволит разобраться в сути процессов, развертывающихся при гибридизации. Однако на этом пути Нодэна ждало разочарование. Неверный методический прием — одновременное изучение большого количества признаков — привел к такой путанице в результатах, что он вынужден был отказаться от своей попытки. Немалую долю неопределенности в трактовку полученных результатов внесли и объекты, использовавшиеся Нодэном: он еще не смог уяснить роль самоопылителей в проведении таких опытов. Недостатки, присущие опытам Нодэна и его предшественников, были устранены в работе Г. Менделя.

Развитие практики гибридизации повело к дальнейшему накоплению сведений о природе скрещиваний. Важные наблюдения о сочетаниях признаков при скрещиваниях стали накапливаться в результате деятельности садоводов и ботаников. Практика требовала решения вопроса о сохранении неизменными свойств «хороших» растений, а также выяснения способов сочетания в одном растении нужных признаков, присущих нескольким родителям. Сходные задачи ставились и животноводами, но неизменно повисали в воздухе, поскольку упирались в незнание законов передачи наследственных признаков. Экспериментально решить эту проблему не представлялось еще возможным. В таких условиях возникли различные умозрительные гипотезы о природе наследственности.

### Умозрительные гипотезы о природе наследственности

Наиболее фундаментальной гипотезой такого рода, послужившей в известной мере образцом для аналогичных построений других биологов, явилась «временная гипотеза пангенезиса» Ч. Дарвина, изложенная в последней главе его труда «Изменение домашних животных и культурных растений» (1868). Здесь Дарвин обобщил всю литературу о скрещиваниях и о явлениях наследственности<sup>1</sup>.

Согласно его представлениям, в каждой клетке любого организма образуются в большом числе особые частицы — геммулы, которые обладают способностью распространяться по организму и собираться (концентрироваться) в клетках, служащих для полового или вегетативного размножения (яйцеклетки, сперматозоиды, почки растений). При оплодотворении геммулы двух половых клеток сливаются, образуя зиготу. Часть геммул дает затем начало новым клеткам (подобным тем, из которых они сформировались), а часть сохраняется в недейтельном состоянии и может быть передана следующим поколениям. Дарвин допускал, что геммулы отдельных клеток могут изменяться в ходе онтогенеза каждого индивидуума и давать начало измененным потомкам. Тем самым он присоединился к сторонникам наследования приобретенных признаков. Кроме того, он считал, что поскольку комплекс наследственных признаков складывается из дискретных факторов наследственности (геммул), то, следовательно, организм не порождает себе подобного в целом, но каждая отдельная единица порождает себе подобную<sup>2</sup>.

Предположение Дарвина о наследовании приобретенных признаков было экспериментально опровергнуто Ф. Гальтоном (1871). Предприняв переливание крови от черных кроликов белым. Гальтон не обнаружил никакого изменения признаков у потомков. На этом основании он спорил с Дарвином, утверждая, что геммулы сосредоточены только в половых клетках растений и животных и почках вегетативно размножающихся растений и что перетекания геммул от вегетативных частей к генеративным не происходит. Гальтон прибегал при этом к аналогии, сравнивая генеративные органы с корневищем некоторых растений, каждый год дающим новые зеленые побеги, откуда его гипотеза получила название «гипотезы корневища».

Умозрительная гипотеза о природе наследственности была предложена ботаником К. Нэгели в работе «Механико-физиологическая теория эво-

<sup>1</sup> Несколько ранее анализ явлений наследственности у человека был сделан П. Люком в его обширной монографии «*Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle*» (1847—1850).

<sup>2</sup> Ч. Дарвин. Соч., т. 4. М., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 758.

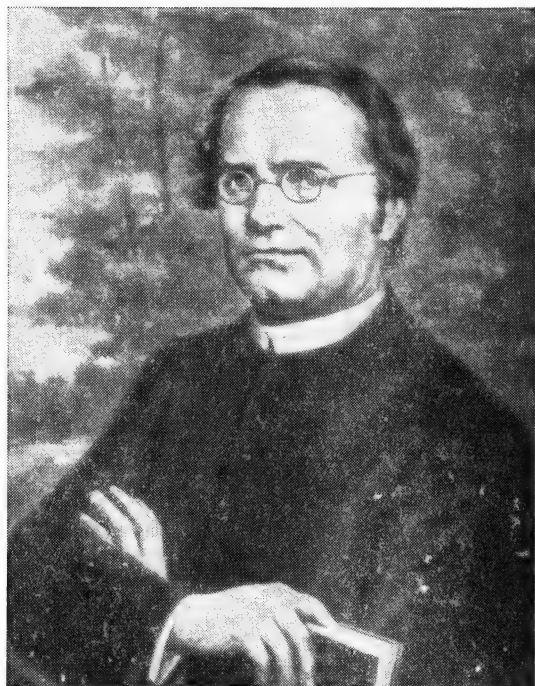
люции» (1884). Нэгели, задумавшись над противоречием между равным вкладом отца и матери в формирование потомства и существенно различным размером сперматозоидов и яйцеклеток, высказал предположение, что наследственные задатки передаются лишь частью вещества клетки, названного им идиоплазмой. Остальная часть (стереоплазма), согласно его представлению, наследственных признаков не несет. Нэгели высказал также предположение, что идиоплазма состоит из молекул, соединенных друг с другом в крупные нитевидные структуры — мицеллы, группирующиеся в пучки и образующие сеть, пронизывающую все клетки организма. Автор не знал фактов, подтверждающих его модель. В эти годы еще не было привлечено внимание к хромосомам как носителям наследственной информации, и гипотеза Нэгели оказалась в известном смысле пророческой. Она подготавливала биологов к мысли о структурированности материальных носителей наследственности. Известностью пользовалась также гипотеза внутриклеточного пангенезиса Г. де Фриза.

Впервые идея о дифференцирующих (неравнонаследственных) делениях ядер клеток развивающегося зародыша была высказана В. Ру в 1883 г. Выводы Ру оказали большое влияние на А. Вейсмана. Они послужили ему отправной точкой для создания теории зародышевой плазмы, получившей окончательное оформление в 1892 г. Вейсман четко указал на носителя наследственных факторов — хромосомы. Он полагал, что в ядрах клеток существуют особые частицы зародышевой плазмы — биофоры, каждая из которых определяет отдельное свойство клеток. Биофоры, согласно Вейсману, группируются в детерминанты — частицы, определяющие специализацию клетки. Поскольку в организме много различных типов клеток, то детерминанты одного типа группируются в структуры более высокого порядка (иды), а последние формируют хромосомы (или иданты, по терминологии Вейсмана).

Сначала Ру (1883), а затем Вейсман высказали предположение о линейном расположении в хромосомах наследственных факторов (хроматиновых зерен, по Ру, и ид, по Вейсману) и их продольном расщеплении во время митоза, чем во многом предвосхитили будущую хромосомную теорию наследственности.

Развивая идею о неравнонаследственном делении, Вейсман логично пришел к выводу о существовании в организме двух четко разграниченных клеточных линий — зародышевых (клеток зачаткового пути) и соматических. Первые, обеспечивая непрерывность передачи наследственной информации, «потенциально бессмертны» и способны дать начало новому организму. Вторые этим свойством не обладают. Выделение двух категорий клеток имело большое положительное значение для последующего развития генетики. Оно, в частности, было началом теоретического опровержения идеи о наследовании приобретенных признаков. Вместе с тем теория наследственности Вейсмана содержала и ошибочное допущение, будто полный набор детерминант содержится только в половых клетках.

Работы указанных биологов сыграли выдающуюся роль в подготовке научной мысли к формированию генетики как науки. К концу XIX в. благодаря работам цитологов, открывших хромосомы, изучивших митотическое (И. Д. Чистяков, 1872; А. Шнейдер, 1873; Э. Страсбургер, 1875; Шлейхер, 1878; В. Флемминг, 1892; и др.) и мейотическое (Э. ван Бенеден, 1883; Т. Бовери, О. Гертвиг, 1884) деление ядра, была подготовлена почва для понимания перераспределения наследственного материала по дочерним клеткам в ходе их деления. В. Вальдейер в 1888 г. предложил



ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ  
(1822—1884)

термин хромосома. Был обстоятельно изучен процесс оплодотворения у животных и растений (О. Гертвиг, 1876; Н. Н. Горожанкин, 1880; Э. Страсбургер, 1884; и др.). Работы ботаников и животноводов подготовили почву для быстрого признания законов Г. Менделя после их перераскрытия в 1900 г.

### Открытие Г. Менделем законов наследования

Честь открытия количественных закономерностей, сопровождающих формирование гибридов, принадлежит чешскому ботанику-любителю Иоганну Грегору Менделю. В его работах, выполнявшихся в период с 1856 по 1863 г., были раскрыты основы законов наследственности.

Мендель следующим образом формулировал задачу своего исследования. «До сих пор,— отмечал он во «Вступительных замечаниях» к своей работе,— не удалось установить всеобщего закона образования и развития гибридов» и продолжал: «Окончательное решение этого вопроса может быть достигнуто только тогда, когда будут произведены детальные опыты в различнейших растительных семействах. Кто пересмотрит работы в этой области, тот убедится, что среди многочисленных опытов ни один не был произведен в том объеме и таким образом, чтобы можно было определить число различных форм, в которых появляются потомки гибридов, с достоверностью распределить эти формы по отдельным поколениям и установить их взаимные численные отношения»<sup>1</sup>.

Первое, на что Мендель обратил внимание,— это выбор объекта. Для своих исследований Мендель избрал горох *Pisum sativum* L. Основанием

<sup>1</sup> Г. Мендель. Опыты над растительными гибридами. М., «Наука», 1965, стр. 9—10.

для такого выбора послужило, во-первых, то, что горох — строгий самоопылитель, и это резко снижало возможность заноса нежелательной посторонней пыльцы; во-вторых, в то время имелось достаточное число сортов гороха, различавшихся по одному, двум, трем и четырем наследуемым признакам.

Мендель получил от различных семеноводческих ферм 34 сорта гороха. В течение двух лет он проверял, не засорены ли полученные сорта, сохраняют ли они свои признаки неизменными при размножении без скрещиваний. После такого рода проверки он отобрал для экспериментов 22 сорта.

Едва ли не самым существенным во всей работе было определение числа признаков, по которым должны различаться скрещиваемые растения. Мендель впервые осознал, что, только начав с самого простого случая — различия родителей по одному-единственному признаку — и постепенно усложняя задачу, можно надеяться распутать клубок фактов. Строгая математичность его мышления выявилась здесь с особенной силой. Именно такой подход к постановке опытов позволил Менделю четко планировать дальнейшее усложнение исходных данных. Он не только точно определял, к какому этапу работы следует перейти, но и математически строго предсказывал будущий результат. В этом отношении Мендель стоял выше всех современных ему биологов, изучавших явления наследственности уже в XX в.

Мендель начал с опытов по скрещиванию сортов гороха, различающихся по одному признаку (моногибридное скрещивание). Во всех без исключения опытах с 7 парами сортов было подтверждено явление доминирования в первом поколении гибридов, обнаруженное Сажрэ и Нодэном. Мендель ввел понятие доминантного и рецессивного признаков, определив доминантными признаки, которые переходят в гибридные растения совершенно неизменными или почти неизменными, а рецессивными те, которые становятся при гибридизации скрытыми. Затем Мендель впервые сумел дать количественную оценку частотам появления рецессивных форм среди общего числа потомков для случаев моно-, ди-, тригибридного и более сложных скрещиваний. Мендель особенно подчеркивал среднестатистический характер открытой им закономерности.

Для дальнейшего анализа наследственной природы полученных гибридов Мендель изучил еще несколько поколений гибридов, скрещиваемых между собой. В результате получили прочное научное обоснование следующие обобщения фундаментальной важности:

1. Явление неравнозначности наследственных элементарных признаков (доминантных и рецессивных), отмеченное Сажрэ и Нодэном.
2. Явление расщепления признаков гибридных организмов в результате их последующих скрещиваний. Были установлены количественные закономерности расщепления.

3. Обнаружение не только количественных закономерностей расщепления по внешним, морфологическим признакам, но и определение соотношения доминантных и рецессивных задатков среди форм, с виду не отличимых от доминантных, но являющихся смешанными (гетерозиготными) по своей природе. Правильность последнего положения Мендель подтвердил, кроме того, путем обратных скрещиваний с родительскими формами.

Таким образом, Мендель вплотную подошел к проблеме соотношения между наследственными задатками (наследственными факторами) и определяемыми ими признаками организма.

Внешний вид организма (фенотип, по терминологии В. Иоганнсена,



1909) зависит от сочетания наследственных задатков (сумма наследственных задатков организма стала, по предложению Иоганнсена, именоваться генотипом, 1909). Этот вывод, с неизбежностью следовавший из экспериментов Менделя, был им подробно рассмотрен в разделе «Зачатковые клетки гибридов» той же работы «Опыты над растительными гибридами». Мендель впервые четко сформулировал понятие дискретного наследственного задатка, не зависящего в своем проявлении от других задатков<sup>1</sup>. Эти задатки сосредоточены, по мнению Менделя, в зачатковых (яйцевых) и пыльцевых клетках (гаметах). Каждая гамета несет по одному задатку. Во время оплодотворения гаметы сливаются, формируя зиготу; при этом в зависимости от сорта гамет, возникшая из них зигота получит те или иные наследственные задатки. За счет перекомбинации задатков при скрещиваниях образуются зиготы, несущие новое сочетание задатков, чем и обуславливаются различия между индивидуумами. Это положение легло в основу фундаментального закона Менделя — закона чистоты гамет. Его предположение о наличии элементарных наследственных задатков — генов было подтверждено всем последующим развитием генетики и было доказано исследованиями на разных уровнях — организменном (методами скрещиваний), субклеточном (методами цитологии) и молекулярном (физико-химическими методами). По предложению У. Бэтсона (1902), организмы, содержащие одинаковые задатки, стали называть гомозиготными, а содержащие разные задатки соответствующего признака — гетерозиготными по этому признаку.

Экспериментальные исследования и теоретический анализ результатов скрещиваний, выполненные Менделем, опередили развитие науки более чем на четверть века. О материальных носителях наследственности, механизмах хранения и передачи генетической информации и внутреннем содержании процесса оплодотворения тогда почти ничего еще не было известно. Даже умозрительные гипотезы о природе наследственности, о которых говорилось выше, были сформулированы позже. Этим объясняется то, что работа Менделя не получила в свое время никакого признания и оставалась неизвестной вплоть до вторичного переоткрытия законов Менделя К. Корренсом, К. Чермаком и Г. де Фризом в 1900 г.

### **Развитие биометрических методов изучения наследственности**

Индивидуальные различия даже между близкородственными организмами вовсе не обязательно связаны с различиями в генетической структуре этих особей; они могут быть вызваны неодинаковыми условиями жизни. Поэтому делать заключения о генетических различиях между видами, разновидностями, сортами и линиями можно только на основании анализа большого числа особей. Первым, кто привлек внимание к математическим закономерностям в индивидуальной изменчивости, был бельгийский математик и антрополог А. Кэтлэ. Он явился одним из основателей статистики и теории вероятностей. Кэтлэ обратил особое внимание на изучение отклонений в ряду сходных индивидуумов от средней количественной характеристики изучаемого признака. Однако в генетическом плане наиболее важным оставался вопрос о возможности передачи по наследству отклонений от средней количественной характеристики признака, наблюдаемых у отдельных индивидуумов. Значимость этого вопроса стала осо-

<sup>1</sup> Впоследствии эти задатки В. Иогансен (1909) назвал генами.

бенно очевидной после создания Дарвином теории естественного отбора. Для чисто практических целей необходимо было выяснить, будут ли и в какой мере наследоваться те индивидуальные изменения, которые наблюдаются часто в селекционной практике у отдельных растений, и можно ли их закрепить в потомстве.

Выяснением этого вопроса занялись несколько исследователей. По своей значимости выделились работы Гальтона, который собрал данные о наследовании роста у человека. Он проанализировал рост 204 семейных пар и 928 их взрослых детей. Затем Гальтон изучил наследование величины венчика цветка у душистого горошка и пришел к выводу, что потомству передается лишь небольшая часть уклонений, наблюдаемых у родителей. Гальтон попытался придать своему наблюдению математическое выражение, положив этим начало большой серии работ по математико-статистическим основам наследования.

Последователь Гальтона К. Пирсон продолжил эту работу в более широких масштабах. Вокруг Пирсона быстро создалась группа исследователей, основавших журнал «Биометрика» (1902).

Рассуждениям английских биометриков о характере смещения признаков родителей при скрещиваниях, подкрепленным математическими выкладками, но не учитывавшим, как правило, биологической сущности явлений наследственности, был нанесен удар вторичным открытием законов Менделя. Наиболее серьезное и ставшее классическим исследование вопросов, поднимавшихся Гальтоном, Пирсоном и их последователями, было выполнено в 1903—1909 гг. В. Иоганнсенем, обратившим главное внимание на изучение генетически однородного материала (потомства от близкородственного скрещивания, названного Иоганнсенем чистой линией). Анализ, проведенный Иоганнсенем, позволил ему подойти к истинному пониманию роли наследуемого (генотипического) и ненаследуемого компонентов в индивидуальной изменчивости. Исходя из полученных результатов, Иоганнсен дал точное определение генотипа и фенотипа и заложил основы современного понимания роли индивидуальной изменчивости. Выводы Иоганнсена, полученные в опытах с растениями, вскоре были подтверждены и на зоологическом материале.

### Цитологические основы генетики

Предвидения Менделя получили также подтверждение и на совершенно ином уровне исследований. В 70—80-х годах XIX в. были описаны митоз и поведение хромосом во время деления клетки, что навело на мысль, что эти структуры ответственны за передачу наследственных потенций от материнской клетки дочерним. Деление материала хромосом на две равные части как нельзя лучше свидетельствовало в пользу гипотезы, что именно в хромосомах сосредоточена генетическая память. Эта точка зрения еще более упрочилась после описания процессов, предшествующих созреванию половых клеток и оплодотворению (см. главу 26). Изучение хромосом у животных и растений привело к выводу, что каждый вид живых существ характеризуется строго определенным числом хромосом. Это число стало надежным систематическим признаком.

Открытый Э. ван Бенеденом (1883) факт, что число хромосом в клетках тела (соматических клетках) вдвое больше, чем в половых клетках, можно было легко объяснить простым рассуждением: поскольку при оплодотворении ядра половых клеток сливаются (и, тем самым, в одном ядре объединяются хромосомы этих ядер) и поскольку число хромосом в со-

матических клетках остается константным, то постоянному удвоению числа хромосом при последовательных оплодотворениях должен противостоять процесс, приводящий к сокращению их числа в гаметах ровно вдвое. Точное описание процесса редукционного деления (мейоза), осуществленное в 90-х годах XIX в., позволило уже в начале XX в. должным образом оценить установленные Менделем закономерности наследственности.

В 1900 г. независимо друг от друга трое ботаников — К. Корренс в Германии, Г. де Фриз в Голландии и Э. Чермак в Австрии обнаружили в своих опытах открытые ранее Менделем закономерности и, натолкнувшись на его работу, вновь опубликовали ее в 1901 г. Эта публикация вызвала глубокий интерес к количественным закономерностям наследственности. Цитологи обнаружили материальные структуры, роль и поведение которых могли быть однозначно связаны с менделевскими закономерностями. Такую связь усмотрел в 1903 г. В. Сэттон — молодой сотрудник известного американского цитолога Э. Вильсона. Гипотетические представления Менделя о наследственных факторах, о наличии одинарного набора факторов в гаметах и двойного — в зиготах получили обоснование в исследованиях хромосом. Т. Бовери (1902) представил доказательства в пользу участия хромосом в процессах наследственной передачи, показав, что нормальное развитие морского ежа возможно только при наличии всех хромосом.

Установлением того факта, что именно хромосомы несут наследственную информацию, Сэттон и Бовери положили начало новому направлению генетики — хромосомной теории наследственности.

### Обоснование хромосомной теории наследственности

Согласно законам Менделя, проявление каждого наследственного фактора не зависит от других факторов. Его анализ моно-, ди- и тригибридного скрещивания экспериментально подтвердил этот вывод.

После переоткрытия менделевских закономерностей развернулось изучение этих закономерностей у всевозможных видов животных и растений. Одна из кажущихся неудач постигла У. Бэтсона и Р. Пеннета, изучавших в 1906 г. наследование окраски венчика и формы пыльца у душистого горошка. Согласно Менделю, распределение фенотипов при дигибридном скрещивании должно подчиняться отношению 9 : 3 : 3 : 1. Вместо этого Бэтсон и Пеннет зарегистрировали расщепление в отношении 35 : 3 : 3 : 10. Создавалось впечатление, что факторы пурпурной окраски и сморщенной пыльца имеют тенденцию при рекомбинациях задатков оставаться вместе. Это явление авторы называли «взаимным притяжением факторов», но природу его им выяснить не удалось.

В 1909 г. к детальному изучению этого вопроса приступил Т. Г. Морган. Прежде всего он четко сформулировал исходную гипотезу. Теперь, когда уже было известно, что наследственные задатки находятся в хромосомах, закономерно было ответить на вопрос, всегда ли будут выполняться численные закономерности, установленные Менделем? Мендель совершенно справедливо считал, что такие закономерности будут верны тогда и только тогда, когда изучаемые факторы будут комбинироваться при образовании зигот независимо друг от друга. Теперь, на основании хромосомной теории наследственности, следовало признать, что это возможно лишь в том случае, когда гены расположены в разных хромосомах. Но так как число последних по сравнению с количеством генов невелико, то следовало ожидать, что гены, расположенные в одной хромосоме, будут



ТОМАС ГЕНТ МОРГАН  
(1866—1945)

переходить из гамет в зиготы совместно. Следовательно, соответствующие признаки будут наследоваться группами.

Проверку этого предположения осуществили Морган и его сотрудники К. Бриджес и А. Стертевант в исследованиях с плодовой мушкой — дрозофилой (*Drosophila melanogaster*). Выбор этого объекта по многим причинам можно считать крупной удачей. Во-первых, дрозофила имеет весьма небольшой период развития (всего 10—12 дней); во-вторых, благодаря высокой плодовитости дает возможность вести работу с громадными популяциями; в-третьих, может легко культивироваться в лабораторных условиях; наконец, у нее имеется всего четыре пары хромосом.

Вскоре у дрозофилы было обнаружено большое количество разнообразных мутаций, т. е. форм, характеризующихся различными наследственными признаками. У нормальных или, как говорят генетики, дрозофил дикого типа цвет тела серовато-желтоватый, крылья серые, глаза темного кирпично-красного цвета, щетинки, покрывающие тело, и жилки на крыльях имеют вполне определенное расположение. У обнаруживавшихся время от времени мутантных мух эти признаки были изменены: тело, например, было черное, глаза белые или иначе окрашенные, крылья зачаточные и т. д. Часть особей несла не одну, а сразу несколько мутаций; например, муха с черным телом могла, кроме того, обладать зачаточными крыльями. Многообразие мутаций позволило Моргану приступить к генетическим опытам. Прежде всего он доказал, что гены, находящиеся в одной хромосоме, передаются при скрещиваниях совместно, т. е. сцеплены друг с другом. Одна группа сцепления генов расположена в одной хромосоме. Веское подтверждение гипотезы о сцеплении генов в хромосомах Морган получил также при изучении так называемого сцепленного с полом наследования.

Благодаря цитолого-генетическим экспериментам (А. Стертевант, К. Бриджес, Г. Дж. Мёллер, 1910) удалось установить участие некоторых хромосом в определении пола. У дрозофилы, например, наряду с тремя парами хромосом (аутосом), не имеющих отношения к определению пола, была обнаружена пара половых хромосом. Половые хромосомы, в свою очередь оказались двух типов — длинные палочковидные X-хромосомы и маленькие изогнутые Y-хромосомы. Их сочетаниями и определяется пол мухи. Дальнейшие эксперименты показали, что у дрозофилы, как и у большинства млекопитающих (в том числе человека), амфибий, рыб и большинства растений попадание в зиготу двух X-хромосом приводит к формированию женской особи, объединение же одной X-хромосомы и одной Y-хромосомы дает начало мужской особи<sup>1</sup>. Следовательно, все женские гаметы одинаковы — они несут по одной X-хромосоме; мужские особи дают гаметы двух типов: половина содержит X-хромосому, половина — Y-хромосому. Поэтому при оплодотворении половина зигот получает набор хромосом XX, а половина — XY, и отношение полов равняется 1 : 1.

Определив, что ген окраски глаз дрозофилы локализован в X-хромосоме, и проследив за поведением генов в потомстве определенных самцов и самок, Морган и его сотрудники получили убедительное подтверждение предположения о сцеплении генов.

Таким образом, в развитии генетики выделяются два важных этапа. Первый, базирующийся на гибридологических исследованиях, связан с открытием Менделя — доказательством наличия элементарных наследственных факторов, установлением характера взаимодействия этих факторов (правило доминантности — рецессивности) и выяснением количественных закономерностей в расщеплении признаков при скрещиваниях. Второй этап, связанный с успехами цитологических исследований, завершился доказательством того, что носителями наследственных факторов являются хромосомы. Морган сформулировал и экспериментально доказал положение о сцеплении генов в хромосомах. В частности, генетическими методами были обнаружены четыре группы сцепления у *Drosophila melanogaster*, что совпадало с данными цитологических исследований. На очереди стоял вопрос о порядке расположения генов в хромосомах.

### Проблема внутрихромосомной локализации генов

Тщательный анализ возникновения мутаций у дрозофилы позволил обнаружить большое число разнообразных наследственных изменений, причем выяснилось, что каждый ген может давать значительное число мутаций. Например, были обнаружены мутанты с красными, белыми, пурпурными, золиновыми, гранатовыми, цвета слоновой кости, рыжими, молочными, киноварными глазами. Подобной изменчивостью характеризуются и другие гены.

По мере обнаружения все новых и новых мутаций увеличивался объем сведений о локализации отдельных генов в той или иной хромосоме. Ключом для решения вопроса о расположении генов по длине хромосомы послужило изучение Морганом явлений нарушения сцепления генов в результате обмена участками между хромосомами (длиной от од-

<sup>1</sup> У большинства птиц, насекомых и части растений определение пола происходит иным образом: мужской пол получается от сочетания двух X-хромосом; женский пол характеризуется сочетанием X- и Y-хромосом.

ного до нескольких генов), названного им кроссинговером (по-английски, перекрест).

Существенным этапом в изучении кроссинговера явилось установление того факта, что определенные гены перемещаются из хромосомы в хромосому с определенной специфичной для них частотой. Морган высказал предположение, что чем дальше друг от друга по длине хромосомы расположены гены, тем легче может произойти кроссинговер между ними, ибо для разделения близко лежащих генов необходимо, чтобы разрыв прошел между ними. Вероятность такого разрыва, очевидно, мала. А если это так, то процент особей, у которых осуществился кроссинговер, от общего числа исследованных особей может служить мерой расстояния между генами в хромосоме. За выдающиеся работы в области генетики Морган был удостоен в 1933 г. Нобелевской премии.

В 1913 г. Стертевант составил первую карту половой X-хромосомы дрозофилы, построенную на основании численных данных по сцеплению и кроссинговеру, наблюдаемых у шести сцепленных с полом генов. К 1916 г. у дрозофилы уже была изучена локализация в хромосомах сотен генов, и они были картированы по всем четырем хромосомам. Метод составления генетических карт, разработанный на дрозофиле, был перенесен на растения (кукуруза, львиный зев) и животные (мыши).

Составление генетических карт — процедура весьма трудоемкая. Генные структуры хромосом поддаются легкой расшифровке у тех организмов, которые быстро размножаются. Последнее обстоятельство является основной причиной того, что самые подробные карты существуют для дрозофилы, ряда бактерий и бактериофагов, а наименее подробные для растений. Составление карт для долгоживущих организмов (животные, многолетние растения) — дело будущего.

Следует отметить, что чисто генетические методы определения локализации генов в хромосомах так или иначе давали лишь косвенные доказательства хромосомной теории наследственности и последнюю продолжали оспаривать некоторые генетики (например, Р. Гольдшмидт, 1917). Прямым доказательством этой теории послужили обнаруженные К. Бриджесом у дрозофилы явления нерасхождения половых хромосом (1913, 1916) и выпадения четвертой хромосомы (1921). В этих случаях генетические предсказания, основанные на скрещиваниях, подтвердились при изучении кариотипов под микроскопом.

Наконец, были получены прямые цитологические доказательства существования кроссинговера у дрозофилы. Еще в 1909 г. бельгийский исследователь Ф. Янсенс натолкнулся на любопытный факт. В профазе первого мейотического деления парные хромосомы подходили друг к другу, выстраивались параллельно, а затем, коснувшись концами, быстро смыкались.

Несмотря на полный контакт между хромосомами саламандр, с которыми работал Янсенс, очертания каждой из хромосом были видны достаточно четко. Благодаря этому удалось заметить, что во время перекручивания хромосом в месте их переплетения, которое он назвал хиазмой, произошел обмен кусками хромосом.

Однако с достоверностью подтвердить методами цитологии наличие обмена не удавалось до тех пор, пока немецкий исследователь К. Штерн (1931) не использовал так называемое явление транслокации, т. е. переноса оторвавшегося куска одной хромосомы на другую хромосому. Ему удалось при помощи транслокации перенести кусок Y-хромосомы дрозофилы к X-хромосоме, после чего последнюю без труда можно было обна-

ружить на цитологических препаратах. Кроме того, возникшая при этом линия мух несла два генетических отличия (их X-хромосома имела два легко обнаруживаемых фенотипически так называемых маркирующих рецессивных гена).

Вторым этапом работы был отбор линии двух мух с транслокацией иного рода. В этом случае наблюдения велись над X-хромосомой, разорвавшейся пополам, после чего одна из ее половин присоединилась к маленькой Y-хромосоме. Оставшийся кусок X-хромосомы опять-таки был хорошо отличим как цитологически, так и генетически — маркирующие гены у нее были доминантными.

Таким образом, у Штерна оказались две линии дрозофил, четко отличавшиеся друг от друга X-хромосомами. Соединив обе маркированные X-хромосомы в зиготе одной самки, он дождался кроссинговера, распознав его по характеру проявления генов. Цитологически проанализировав клетки потомства мухи, полученной в результате кроссинговера, он смог обнаружить результат кроссинговера в наглядной форме под микроскопом: длинная X-хромосома обменялась своим большим участком с маленьким куском короткой X-хромосомы, в результате чего обе хромосомы имели теперь примерно одинаковую длину. Позже аналогичный эксперимент на кукурузе произвела Б. Мак-Клинток (1944).

### Искусственное получение мутаций

Крупнейшим достижением экспериментальной генетики было обнаружение возможности искусственно вызывать мутации при помощи разнообразных физических и химических агентов. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов (1925) получили мутации у дрожжей под действием радия и рентгеновых лучей; Г. Мёллер<sup>1</sup> (1927) — при помощи рентгеновых лучей у дрозофилы, а Л. Стадлер (1928) — посредством воздействия этими же лучами у кукурузы.

В изучении проблемы изменчивости начался новый, исключительно плодотворный период. В короткий срок мутагенный эффект облучения был исследован на многих объектах. Было установлено, что под действием облучения могут возникать мутации любых типов. Вместе с тем для изучения проблемы воздействия лучистой энергии на биологические системы решающее значение имело выяснение мутагенной активности различных родов излучений. Оказалось, что все известные виды излучений способны вызывать наследственные изменения. В середине 30-х годов была сформулирована теория, описывающая кинетические зависимости инактивирующего и мутагенного эффекта понизирующих излучений — так называемая «теория мишени». Важнейшие эксперименты, ставшие основой этой теории, были выполнены в период 1931—1937 гг. Н. В. Тимофеевым-Ресовским, М. Дельбрюком, Р. Циммером и другими исследователями.

Важным достижением на пути к искусственному получению мутаций явились работы В. В. Сахарова (1932, 1938) и М. Е. Лобашева (1934, 1935) по химическому мутагенезу. Сахаров показал мутагенное действие иода, а Лобашев — аммония. Новый этап изучения роли химических факторов в процессе мутаций был открыт И. А. Рапопортом (1943, 1946, 1947) и Ш. Ауэрбах (1943), указавшими на мощное мутагенное действие некоторых химических веществ.

<sup>1</sup> За изучение явлений спеления и кроссинговера, а также открытие искусственного мутагенеза Г. Мёллеру была присуждена в 1946 г. Нобелевская премия.



В настоящее время известно большое количество веществ, усиливающих мутационный процесс. Разработана теория действия мутагенных соединений на наследственные структуры, интенсивно разрабатываются проблемы специфичности действия мутагенов.

### Классификация мутаций

Большой материал, накопившийся в области изучения наследственной изменчивости, позволил создать классификацию типов мутаций.

Было установлено существование трех классов мутаций — генных, хромосомных и геномных. К первому классу относятся изменения, затрагивающие лишь один ген. В этом случае либо полностью нарушается работа гена и, следовательно, организм теряет одну из функций, либо изменяется его функция. Хромосомные мутации, т. е. изменения в структуре хромосом, в свою очередь, подразделяются на несколько типов. Кроме транслокаций, о которых шла речь выше, может произойти удвоение, утроение и т. д. отдельных участков хромосомы. Такие мутации называют дупликацией. Иногда оторвавшийся кусок хромосомы может остаться в той же хромосоме, но окажется в перевернутом виде; при этом порядок расположения генов в хромосоме изменяется. Этот тип мутаций называют инверсией. Если утрачивается участок хромосомы, говорят о делеции, или нехватке. Все эти типы хромосомных перестроек объединяют под общим термином — хромосомные аберрации.

Наконец, мутации могут выражаться в изменении числа хромосом. Такие мутации именуют геномными. Оказалось, что отдельные хромосомы могут удваиваться или теряться, в результате чего образуются гетероплоиды. Чаще набор хромосом увеличивается в кратное число раз и возникают полиплоиды, т. е. клетки или целые организмы с избыточными наборами хромосом.

Изучение наборов хромосом (кариотипов) различных видов выявило широкую распространенность полиплоидии в природе, особенно среди растений, для многих из которых описано большое количество полиплоидных рядов. Например, представители рода *Triticum* располагаются в такой ряд — *Triticum monosocum* имеет 14 хромосом (диплоиды); *Tr. turgidum*, *Tr. durum* несут 28 хромосом (тетраплоиды); у *Tr. vulgare* и *Tr. spelta* число хромосом равно 42 (гексаплоиды). В роде *Solanum* прослежен ряд: 12, 24, 36, 48, 60, 72, 96, 108, 144 хромосом (гаплоидное число хромосом в этом роде может умножаться до 24 раз). Род *Rosa* характеризуется рядом: 14, 21, 28, 35, 42, 56 хромосом. Полиплоидные ряды не обязательно содержат члены с удвоенными, учетверенными, ушестеренными и т. д. наборами хромосом. Так, в роде *Speris* наблюдается четко выраженная полиплоидия, но число хромосом в ряду возрастает следующим образом: 6, 8, 10, 12, 16, 18, 24, 40, 42. Таких родов в растительном царстве много.

### Искусственное получение полиплоидов

После обнаружения естественных полиплоидов удалось искусственно получить полиплоиды различных организмов. Это открытие явилось важнейшим достижением экспериментальной генетики.

Одними из первых искусственных полиплоидов оказались томаты и паслен с учетверенными наборами хромосом, полученные Г. Винклером в 1916 г. С открытием полиплоидогенных веществ (алкалоид колхицин,

продукт возгонки нефти — ацетанафтен и др.) стало возможным необычайно ускорить получение полиплоидов и на их базе начать селекцию новых, высокоурожайных сортов растений.

В 1927 г. Г. Д. Карпеченко методом полиплоидии впервые в мире создал новый, не встречающийся в природе организм, названный *Raphanobrassica*, в котором хромосомы редьки (*Raphanus*) объединились с хромосомами капусты (*Brassica*). В зависимости от содержания хромосом того или иного рода в клетках нового растения менялась форма его плодов. Так, при равном количестве тех и других хромосом плод был наполовину редечным, наполовину капустным; при сочетании 9 редечных хромосом и 18 капустных он на две трети был капустным и на треть редечным и т. д. Оценивая свою работу, Карпеченко отмечал, что она может рассматриваться как экспериментальное обоснование теории гибридного происхождения полиплоидных видов. Шведский генетик А. Мюнтцинг (1930), применив метод скрещиваний, сумел из двух 16-хромосомных видов пикульника (*Galeopsis speciosa*, *G. pubescens*) получить третий — 32-хромосомный — *G. tetrahit* (1932).

В дальнейшем было выяснено, что полиплоидия не ограничивается миром растений. Применив тот же метод полиплоидизации, Б. Л. Астауров добился в 40-х годах получения плодовых гибридов при скрещивании шелкопрядов двух видов *Bombyx mori* и *B. mandarina*.

### Изучение генетических основ эволюции

Доказательство положения о неисчезаемости рецессивных признаков при скрещивании организмов, выдвинутого Менделем, оказалось очень важным для развития эволюционного учения. Это положение позволило преодолеть возражение, высказанное английским математиком Ф. Дженкином, будто вновь возникающие в природе наследственные изменения не могут распространяться в природе из-за «растворения» среди окружающей их массы нормальных неизменных особей. После переоткрытия законов Менделя и доказательства, что факторы, определяющие развитие наследуемых признаков, передаются потомкам не дробясь, «кошмар Дженкина» был развеян. Стало ясно, что все мутации, возникающие в естественных условиях, не исчезают, а переходят либо в рецессивное состояние, либо остаются доминантными (см. также главу 17).

В 1904 г. К. Пирсон обосновал так называемый закон стабилизирующего скрещивания, согласно которому в условиях свободного скрещивания при любом исходном соотношении численности гомозиготных и гетерозиготных родительских форм в результате первого же скрещивания внутри сообщества устанавливается состояние равновесия. В 1908 г. английский математик Г. Харди пришел к выводу, что в неограниченно больших популяциях при наличии свободного скрещивания, при отсутствии давления мутаций, миграций и отбора относительная численность гомозиготных (как доминантных, так и рецессивных) и гетерозиготных особей будет сохраняться постоянной при условии равенства произведения числа гомозиготных (доминантных на рецессивных) особей квадрату половины числа гетерозиготных форм. Таким образом, согласно закону Харди (называемому часто также законом Харди — Вейберга), в популяции при наличии свободного скрещивания должно существовать совершенно определенное и равновесно поддерживаемое распределение мутантных форм. Следует подчеркнуть, что хотя математически строгая форма указанных закономерностей давала вполне четкое представление о генетиче-

ских основах эволюционного процесса, эти закономерности длительное время не были признаны биологами-эволюционистами. Между дарвинизмом и генетикой существовала пропасть, а работы в одной области велись в полном отрыве от работ в другой.

Лишь в 1926 г. С. С. Четвериковым была опубликована большая работа, впервые привлекавшая внимание к общепроизводственному значению выкладок Пирсона, Харди и др. Четвериков подробно рассмотрел биолого-генетические основы эволюции (роль мутаций, или геновариаций, по его терминологии, распространение мутаций в условиях свободного скрещивания, роль естественного отбора и изоляции, роль генотипической среды) и заложил основы новой научной дисциплины — популяционной генетики. Дальнейшее развитие популяционной генетики было связано с работами С. Райта, Р. Фишера, Н. П. Дубинина, Ф. Г. Добжанского и др.

Четвериков и его ученики Н. К. Беляев, С. М. Гершензон, П. Ф. Рокитский и Д. Д. Ромашов впервые осуществили экспериментально-генетический анализ природных популяций дрозофилы, полностью подтвердивший их насыщенность рецессивными мутациями. Аналогичные результаты были получены Е. А. и Н. В. Тимофеевыми-Ресовскими при изучении популяций дрозофилы (1927—1931), а также другими исследователями.

Идеи Четверикова послужили основой для дальнейшего изучения генетики популяций. Закономерности, выведенные Пирсоном и Харди, были справедливы лишь для «идеальных» популяций. Последующий анализ выводов этих авторов показал, что они приложимы только к абстрактной, не ограниченной по численности популяции; в реальных же популяциях наблюдается отклонение фактической частоты сохранения мутаций от ожидаемой. Этот процесс осуществляется согласно вероятностным законам и приводит к резкой перестройке генетической структуры популяции. Поскольку из всего потомства любой пары родителей достигают половой зрелости и дают потомство в среднем только две особи, то возможность сохранения в популяции вновь возникшей мутации зависит от многих причин (вероятности ее гибели; частоты повторного возникновения такой же мутации; различий в численности потомков, остающихся от разных родителей; степени изоляции в популяции и т. д.).

Было установлено, что сохранение и распространение мутаций в популяции определяется генетико-автоматическими процессами. Детальный анализ этих процессов был проведен Ромашовым (1931), Дубининым (1931) и Райтом (1921, 1931). Последний назвал их «явлением дрейфа генов в популяции», а Четвериков — «генетико-стохастическими», подчеркнув их вероятностно-статистическую природу. Статистический анализ, подкрепленный экспериментами в реальных популяциях, показал, что в среднем из  $10^4$  различных одновременно возникших мутаций через 100 поколений остается около 150 мутаций, а через 500 поколений — только  $40^1$ . Таким образом, в результате генетико-автоматических процессов уничтожается множество возникающих мутаций и лишь некоторые доводятся до уровня заметных концентраций. Так как отбор в популяции в сильнейшей степени зависит от средних концентраций аллелей, то повышение численности отдельных мутаций за счет генетико-автоматических процессов должно приводить к резкому увеличению скорости отбора в популяции. В силу вероятностной природы генетико-автоматических процессов они могут то устранять отдельные мутации, то поднимать их численность, позволяя отбору осуществлять механизм «проб и ошибок». Генети-

<sup>1</sup> Н. П. Дубинин. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат, 1966.



**СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ  
ЧЕТВЕРИКОВ**  
(1880—1958)

ко-автоматические процессы постоянно выносят редкие мутации до уровня действия отбора и этим помогают последнему быстро «пересмотреть» новые варианты мутантов. Если отбор бракует мутации, они быстро уходят в зону низких концентраций или вовсе исчезают из популяции; если отбор их подхватывает, они быстро распространяются в популяции, минуя длинную фазу пребывания в низкой концентрации, недоступную отбору. Таким образом, генетико-автоматические процессы ускоряют эволюцию новых мутаций за счет сокращения ранних этапов размножения вновь возникших мутаций.

Детальное изучение генетической структуры природных популяций и скорости распространения мутаций в природе превратилось сейчас в область биологии, активно разрабатываемую на основе математических методов. Большое значение для развития этой области имеют модельные эксперименты, в которых исследуется судьба экспериментально созданных популяций и определяется роль различных форм изоляции и отбора.

### **Проблема дробимости гена**

К началу 30-х годов XX в. сложились основы теории гена. Уже первые достижения гибридологического анализа поставили проблему дискретности наследственного материала. В опытах Менделя это представление получило надежное экспериментальное подтверждение. Считалось, что ген отвечает за развитие одного признака и передается при скрещиваниях как неделимое целое. Открытие мутаций и кроссинговера первоначально также подтверждали неделимость генов. Так, А. Кателл получил из мутантных (желтых) дрозофил других мутантов, но при этом любая новая мутация захватывала весь ген. Н. В. Тимофеев-Ресовский (1925—1929), Г. Мёллер (1928) и М. Демерец (1928), получив так называемые

обратные мутации (т. е. превратив мутантных мух в нормальных), удостоверялись, что одно состояние гена целиком сменяется новым. При изучении кроссинговера было также установлено, что во время этого процесса могут передаваться куски хромосом разной длины, но минимальный передаваемый участок соответствует одному гену. Разрывов в пределах гена никогда не наблюдали. В результате обобщения всех этих данных определение гена получило следующую формулировку: ген — это элементарная единица наследственности, характеризующаяся вполне определенной функцией, мутирующая во время кроссинговера как целое. Иначе говоря, ген — единица генетической функции, мутации и кроссинговера.

В 1928 г. эта, казалось, вполне устоявшаяся теория неделимости гена претерпела первое ограничение. Сразу после обнаружения мутагенного действия рентгеновых лучей они были использованы во многих лабораториях мира для получения мутаций. Такая работа велась и в лаборатории А. С. Серебровского в Биологическом институте им. К. А. Тимирязева. В 1928 г. в той же лаборатории Н. П. Дубинин начал исследовать действие рентгеновых лучей на дрозофил и обнаружил необычную мутацию. Образование щетинок на теле мух контролируется особым геном *scute*. Мутация гена *scute*, впервые обнаруженная американским генетиком Пейном (1920), не раз возникала в экспериментах, и при ее появлении подавлялось развитие девяти щетинок. Мутация *scute*, выявленная Дубининым, подавляла развитие всего четырех щетинок. Так как общепринятым было представление о целостном мутировании гена, появление такой мутации казалось совершенно непонятным. В следующем эксперименте была найдена мутация, затрагивавшая уже не 4 или 9, а 18 щетинок на теле мухи. Иными словами, было повреждено как будто сразу два гена. Дубинин обозначил эти мутации символами *scute-1*, *scute-2* и *scute-3*. Стало ясно, что ген не является неделимой генетической структурой, а представляет собой область хромосомы, отдельные участки которой могут мутировать независимо друг от друга. Это явление было названо Серебровским ступенчатым аллеломорфизмом.

Вслед за Н. П. Дубининым И. И. Агол нашел четвертую мутацию — *scute-4*, не совпадавшую с первыми тремя; А. Е. Гайсинович — *scute-5*; затем А. С. Серебровский обнаружил мутацию *scute-6*; С. Г. Левит — *scute-7*; Б. Н. Сидоров — *scute-8*; Н. П. Дубинин — мутации *scute-9*, *scute-10*, *scute-11*, *scute-13*, *scute-15*, *scute-16*, *scute-17*; Н. И. Шапиро — *scute-12*; Л. В. Ферри — *scute-14*. Тем самым явление дробимости гена было окончательно доказано.

Одним из крупных достоинств работ по изучению ступенчатых аллеломорфов был количественный метод учета мутантов. Разработав систему, позволявшую количественно оценивать результат каждой мутации, Серебровский, Дубинин и другие авторы тогда же раскрыли явление дополнения одного мутантного гена другим. При этом нарушенная функция одного гена исправлялась нормальной функцией другого гена. Второй ген, в свою очередь, мог быть дефектен в другом участке, нормальном у первого гена. Это явление было впоследствии переоткрыто на микроорганизмах и получило название комплементации. За цикл работ по хромосомной теории наследственности и теории мутаций Дубинин был удостоен в 1966 г. Ленинской премии.

Показав мутационную дробимость гена, Серебровский и сотрудники его лаборатории, тем не менее, долгое время не могли подтвердить дробимость гена при помощи кроссинговера. Дело в том, что разрешаю-

щая способность кроссинговера в отношении хромосом высших организмов весьма ограничена. Чтобы обнаружить разрыв гена, требовалось проверить огромное число мух. Организовать такой эксперимент удалось только в 1938 г., когда Н. П. Дубинин, Н. Н. Соколов и Г. Г. Тиняков смогли разорвать ген *scute* и проверить свой результат цитологически на гигантских хромосомах спящих желез дрозофилы. Окончательное решение вопроса, делим ли ген не только мутационно, но и механически, было достигнуто в работах М. Грина (1949), Э. Льюиса (1951) и Г. Понтекорво (1952). Было окончательно установлено, что считать ген необычайно устойчивой, далее неделимой структурой неправильно. Настало время разработать новую теорию гена, определить конкретные физические структуры, ответственные за реализацию различных генетических функций. Решить эти проблемы на сложных многоклеточных организмах ввиду чисто технических трудностей не представлялось возможным, ибо для этого необходимо было исследовать десятки и сотни тысяч мух. На помощь пришли микроорганизмы.

Переход к генетическим исследованиям на микроорганизмах явился крупнейшим шагом вперед в изучении генетических проблем. Новые объекты исследования обладали тем преимуществом, что они давали огромные популяции, чрезвычайно быстро размножались, имели предельно простой генетический аппарат (их хромосомы состоят из одной молекулы ДНК), у них были четкие, хорошо селекционируемые мутанты. С развитием экспериментов на микроорганизмах генетика перешла на молекулярный уровень исследований, принесших разгадку многих тайн организации живого.

## Глава 14. АНАЛИТИЧЕСКАЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Эмбриология последней четверти XIX в. характеризуется появлением новых проблем. Описательная эмбриология предшествующего периода была в состоянии ответить на вопрос «как» — проследить, иногда вдаваясь в очень тонкие детали, последовательность изменений отдельных частей и органов развивающегося зародыша. Сравнительно-описательный метод использовался, кроме того, для выяснения филогенетических отношений. Однако такой путь исследования не давал возможности ответить на вопрос «почему», т. е. выяснить условия и вскрыть причины отдельных процессов, из которых складывается сложная картина эмбрионального развития. Здесь нужны были другие методы — описательно-аналитический и, особенно, экспериментальный.

Путь анализа и эксперимента, приводящий к расчленению сложных явлений на составляющие их частные процессы, давно уже завоевал права гражданства в науках о неорганической природе — физике и химии, а среди биологических наук — в физиологии. В науке о наследственности — генетике — этот путь был намечен в исследованиях Г. Менделя. Для изучения индивидуального развития, в котором особенно отчетливо обнаруживается гармоничная целостность организма, аналитический и экспериментальный методы первоначально казались неприменимыми. Считалось, что расчленение морфологического целого на составляющие его компоненты должно привести к исчезновению самого существенного, чем характеризуются живые организмы в отличие от тел неживой природы.

Эти скептические и совершенно лишённые основания соображения высказывались до недавнего времени даже тогда, когда на путях аналитического и экспериментального изучения эмбрионального и постэмбрионального развития были достигнуты существенные успехи, когда этими методами удалось выяснить новые, ранее неизвестные стороны формообразовательных процессов в онтогенезе. Попытки теоретического обобщения полученных таким образом результатов действительно натолкнулись на трудности, которые не удавалось преодолеть на том методологическом уровне науки об индивидуальном развитии, на котором исследователям представлялся выбор лишь между преформистским механистическим и эпигенетическим виталистическим взглядами на живую природу.

### «Органообразующие участки зародыша»

В 1874 г. вышла небольшая книга немецкого анатома и эмбриолога В. Гиса «Форма нашего тела и физиологическая проблема ее возникновения». Появлением этой книги датируется начало аналитического направления в эмбриологии. Гис утверждал, что топография органов позднего зародыша и развившегося из него сформированного организма является следствием закономерного расположения зачатков этих органов на ранних эмбриональных стадиях.





ВИЛЬГЕЛЬМ ГИС  
(1831—1904)

Имея в виду зародышевый диск куриного зародыша, Гис писал: «С одной стороны, каждая точка в эмбриональной области зародышевого диска должна соответствовать будущему органу или части органа, и, с другой стороны, каждый орган, возникающий из зародышевого диска, имеет предобразованную закладку в каком-либо пространственно определенном участке плоского диска... Материал для закладки существует уже в плоском зародышевом диске, но морфологически он не отчленен и потому как таковой непосредственно не обнаруживается. На пути ретроспективного прослеживания мы должны прийти к тому, чтобы и в периоде, когда морфологическое расчленение неполно или когда его нет совсем, пространственно определить место каждой закладки; желая быть последовательными, мы должны распространить это определение и на только что оплодотворенное яйцо. Принцип, согласно которому зародышевый диск содержит предобразованные в распластанном виде закладки органов... я называю *принципом органообразующих участков зародыша*... Все закладки, имеющиеся в зародышевом диске, растут, но их рост происходит без соответствия с первоначальным отношением размеров; одни растут быстрее, другие медленнее, одни перестают расти раньше, другие позже, и в результате того, что каждая из них растет в меру присущего ей особого закона, будущие органы отличаются от первичных закладок не только по взаимному расположению, но и по относительной массе. Этот важный принцип мы называем принципом неравномерного роста»<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> W. His. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig, 1874, S. 19.



ВИЛЬГЕЛЬМ РУ  
(1850—1924)

Сложные формообразовательные процессы Гис стремился объяснить неравномерным ростом, изгибаниями клеточных слоев зародыша, а в конечном счете сводил все эти изменения к игре механических сил. В сентябре 1867 г. А. О. Ковалевский в письме к И. И. Мечникову сообщал, что проездом из Парижа в Триест он был в Базеле у Гиса и видел его препараты. К теоретическим выводам Гиса Ковалевский отнесся с осторожностью: «Он (Гис) старается все процессы объяснить механически, и много весьма удачных выводов, но и увлечения также немало; у него введены даже формулы, сделаны модели из воску, и разные приспособления он объясняет при посредстве гуттаперчевых трубок и пластинок»<sup>1</sup>.

Основное положение Гиса, основанное на аналитическом описании раннего эмбрионального развития, как следует из приведенной выше выдержки из его книги, сводится к представлению о преформированных в blastoderme органообразовательных участках. К этому же положению, хотя и не в столь категорической форме, пришли исследователи, использовавшие в эмбриологии принципиально новый метод — экспериментальный.

### Каузально-аналитический метод

Возникновение этого нового направления в эмбриологии связано с исследованиями и теоретическими взглядами немецкого анатома и эмбриолога В. Ру. Ему принадлежит первая удачная попытка активного воздействия на ход эмбрионального развития, имевшая целью причинный анализ процессов формирования зародыша.

<sup>1</sup> Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову (1866—1900). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 33.

По мнению Ру, причины, управляющие индивидуальным развитием, не могут быть выяснены простым описанием; здесь необходимо «каузальное, следовательно, аналитическое мышление», которое, таким образом, объединяет декларированное Ру экспериментальное направление в учении о развитии индивидуума с аналитическими исследованиями, основывающимися на описательном методе, в частности, с исследованиями Гиса.

Применение экспериментального метода к изучению процессов индивидуального развития заключается в том, что сложная организованная система развивающегося организма и условия среды, необходимые для осуществления развития, расчленяются на отдельные компоненты; Ру назвал эти компоненты факторами, или причинами процесса развития. Такое расчленение позволяет, по мнению Ру, выяснить характер участия каждого из этих компонентов в развитии и в реализации определенного результата этого процесса. Выключение того или иного фактора из развивающейся системы посредством оперативного удаления какой-либо ее части или искусственное устранение действия какого-либо фактора окружающей среды позволяет выяснить зависимость направления развития от данного фактора. Обратный опыт — включение в систему ранее элиминированного внешнего или внутреннего фактора — дает возможность проверить результаты первого опыта. Ру считал, что при помощи подобных аналитических экспериментов можно установить различие между участвующими в развитии факторами и разделить их на две основные группы — определяющих, или детерминирующих, с одной стороны, и реализующих, или индифферентных, с другой.

#### **«Детерминирующие» и «индифферентные» факторы развития**

Согласно представлениям Ру, детерминирующими факторами являются такие компоненты организма или окружающей его среды, от которых зависит направление развития, качественно-специфические особенности его результата. В отличие от них, реализующие факторы необходимы лишь для обеспечения самого хода процессов развития, направление и исход которых от них не зависят.

В соответствии с этим, одна из важных задач науки, которую Ру называл каузальной морфологией, или механикой развития, состоит, по его мысли, в выяснении локализации определяющего фактора. Если каузально-аналитический эксперимент показывает, что фактор, от которого зависит направление развития всего зародыша или его части, локализован в самой живой системе (в развивающемся зародыше или определенной его части), следует говорить об автономном дифференцировании, или самодифференцировании. Если же, наоборот, обнаруживается, что детерминирующий фактор находится вне системы, т. е. во внешней по отношению ко всему зародышу среде (а по отношению к его части — или вне организма, или внутри него, но в другой его части), то такой случай следует называть зависимым дифференцированием.

Ру считал, что наряду с выяснением локализации определяющих факторов (внутри развивающейся системы или вне ее) в задачи механики развития входит установление времени начала действия фактора, длительности и интенсивности его действия, а также способов действия определяющих факторов на детерминируемый ими процесс развития. Ру видел задачу механики развития в обнаружении комплексных факторов индивидуального развития. Разложение их на простые факторы, иден-

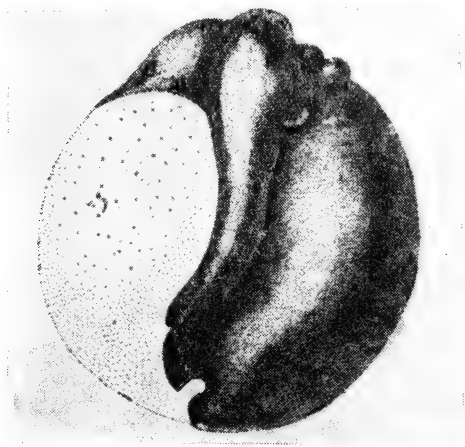
тичные тем, которые участвуют в явлениях неорганического мира, он считал преждевременным. По мнению Ру, сведения биологических закономерностей к законам физики и химии может рассматриваться как реальная, но отдаленная перспектива дальнейшей работы.

Материализм Ру имеет, таким образом, все признаки непоследовательного, механистического материализма. Логическим следствием такого хода мысли часто оказывались идеалистические представления о нематериальном целедеятельном принципе, который принимался за источник целостности сложного организма. Сам Ру против этой формы идеализма в биологии, получившей название неовитализма, решительно возражал. Он полемизировал с теоретиком неовитализма Г. Дришом и считал совершенно недопустимым введение в науку таких понятий, как энтелехия<sup>1</sup>.

Основные положения механики развития, которые декларировал, применял в собственной научной работе и неустанно пропагандировал Ру в течение почти полустолетия, легли в основу длинного ряда экспериментальных исследований его современников.

### Мозаичная теория развития

Исследования, легшие в основу этой теории, открываются классическим опытом Ру на яйце лягушки. Желая выяснить вопрос, предопределено ли развитие частей зародыша в только что начавшем дробиться яйце, Ру разрушал нагретой иглой один из первых двух бластомеров. При этом он обнаружил, что бластомер, оставшийся неповрежденным, дает



Половинный зародыш, полученный разрушением одного из двух первых бластомеров лягушки (по В. Ру, 1881)

начало половинному зародышу с одним нервным валиком, зачатком глаза и слуховым пузырьком. Отсюда Ру сделал вывод, что в первых двух бластомерах преформированы правая и левая половины будущего зародыша.

Основываясь на описанных опытах, Ру сформулировал так называемую «мозаичную теорию» развития. Он писал, что развивающаяся гастрюла лягушки и формирующийся из нее зародыш, начиная со второго

<sup>1</sup> Энтелехия (греч.—имеющее цель в самом себе) — непознаваемый, нематериальный целедеятельный фактор, существование которого принимал Дриш.

дробления — мозаичное образование, состоящее по крайней мере из четырех вертикальных, независимо развивающихся частей.

Сходные результаты одновременно и независимо от Ру получил бельгийский зоолог Л. Шабри на начальных стадиях дробления асцидии. Шабри пришел к заключению, что каждый бластомер содержит потенции определенных частей и что его разрушение оказывается невосполнимой утратой. Следовательно, различные части тела животного преформированы в различных участках яйца. Иными словами, данные Ру и Шабри служили как бы экспериментальным подтверждением положения Гиса об «органообразовательных участках», явившегося предшественником мозаичной теории эмбрионального развития.

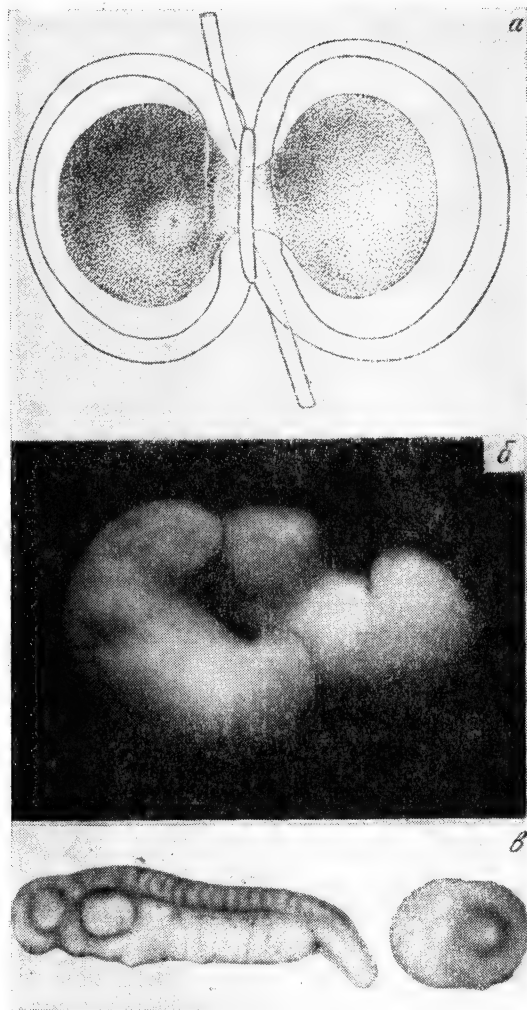
Указанная теория созвучна представлениям А. Вейсмана о дифференцировании зародыша в результате неравнонаследственного деления ядра. Развивая свою умозрительную теорию наследственности, Вейсман предполагал, что гипотетические носители наследственных свойств (детерминанты) яйцевого ядра распределяются при каждом дроблении неравномерно, что и лежит в основе процессов дифференцирования зародыша.

Явление мозаичности в развитии было обнаружено различными авторами также в опытах с разделением первых бластомеров у развивающихся гребневику (Г. Дриш и Т. Морган, Г. Циглер, Н. Ятсу) и моллюсков (Г. Кремптон и Э. Вильсон, Э. Конклин). Впрочем, довольно скоро выяснилось, что этот вывод во многих отношениях неверен. Прежде всего сам Ру убедился, что в ряде случаев при разрушении одного бластомера образуется не только хорошо сформированная половина зародыша, но и в различной степени другая его половина. Это явление Ру назвал «постгенерацией». Оно противоречило представлению, согласно которому в правом бластомере заложены материалы только для правой, а в левом — только для левой половины тела.

### **«Мозаичные» и «регуляционные» яйца**

Еще более противоречили этому представлению результаты опытов с отделением друг от друга первых бластомеров у кишечнополостных, немертин, ланцетника и амфибий. Бластомеры яйца морского ежа, помещенного в морскую воду, лишенную солей кальция, при легком встряхивании разделяются и сохраняют способность развиваться дальше. В опытах такого рода Г. Дриш (1891) показал, что при делении яиц на стадии двух или четырех бластомеров из каждого бластомера образуется целый зародыш, размеры которого соответственно в два или в четыре раза меньше, чем у нормального. Вильсон получил тот же результат на яйцах ланцетника, а Р. Зойа (1895) в опытах на яйцах медуз установил, что целые зародыши получаются при изоляции бластомеров даже на 16-клеточной стадии. А. Герличка (1896) и Г. Шпеман (1901—1903) разделяли два первых бластомера у тритона волосистой петлей и получали в ряде случаев из каждого бластомера целый жизнеспособный зародыш. Если перетяжка не полностью отделяла бластомеры друг от друга, развивались сращенные и в различной степени обособленные двойниковые уроды.

Одним из важных следствий опытов Шпемана было опровержение гипотезы Вейсмана о неравнонаследственном делении при дроблении яйца как источнике дифференцирования. Шпеман накладывал волосистую петлю, не затягивая ее, на оплодотворенное, но еще не начавшее дробиться яйцо тритона так, чтобы яйцевое ядро оказывалось в одной половине



#### Опыт Шпемана

а — наложение волосной петли на оплодотворенное яйцо тритона; б — результат деления яйца в медианной плоскости — двойниковые зародыши; в — результат деления яйца во фронтальной плоскости: зародыш и недифференцированный «брюшной кусок»

третьего дробления из образовавшихся восьми blastomeres верхняя четверка получает одни протоплазменные материалы, а нижняя — другие; поэтому при изоляции blastomeres на 8-клеточной стадии каждый из них уже не в состоянии образовать целый, обладающий всеми частями организм.

Проблемы формообразования в индивидуальном развитии сделались ареной столкновения механистического и виталистического взгляда на живую природу.

получившейся гантелеобразной фигуры. В результате дробилась только та часть яйца, в которой находилось ядро. После нескольких дроблений лигатура расслаблялась, и это давало возможность одному из ядер проскользнуть в недробившуюся половину яйца. Лигатура затягивалась снова, и каждая половина яйца продолжала развиваться самостоятельно. Несмотря на то, что в половине яйца, начавшей дробиться раньше, оказывались, например,  $\frac{7}{8}$  материала первоначального яйцевого ядра, а в другой половине — только  $\frac{1}{8}$ , из обеих половин яйца развивались полноценные зародыши.

Из сопоставления мозаичного раннего развития аспидий и моллюсков с регуляционным развитием медуз, ланцетника и амфибий первоначально был сделан вывод, что одни животные характеризуются мозаичными, а другие — регуляционными яйцами. Однако на многих объектах, прежде всего на яйцах морского ежа (Т. Бовери, 1901), удалось показать, что развитие первоначально имеет «регуляционный» характер, а затем делается «мозаичным». В течение первых двух дроблений составные части протоплазмы яйца, именно слои, пересекаемые под прямым углом вертикальной осью яйца, распределяются между четырьмя blastomeres поворну; при изоляции этих blastomeres каждый из них, естественно, может дать начало целому зародышу. В результате

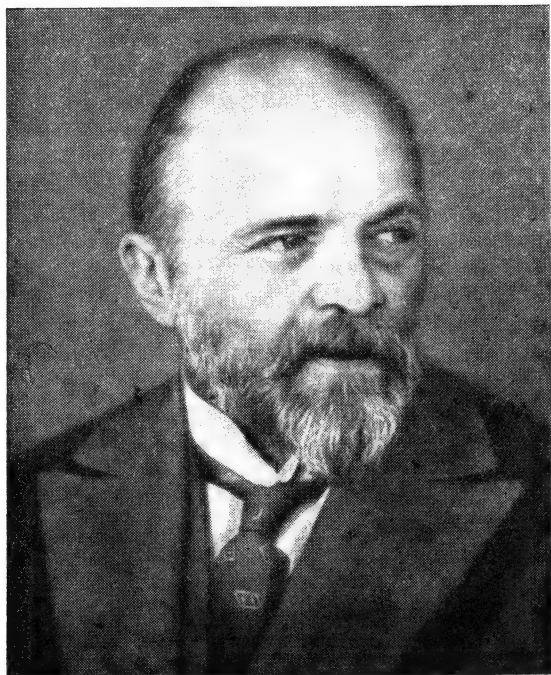
## Механистическая и виталистическая концепции эмбрионального развития

Мозаичной теории развития, имевшей отчетливо выраженный механистический характер, Дриш противопоставил виталистические взгляды, к которым он пришел, доведя до логического конца механистическое представление о развивающемся организме. Аналитическое расчленение целого эмбриологами-экспериментаторами привело Дриша (1908) к мысли о существовании иррационального остатка анализа — непознаваемого, внепространственного целедеятельного фактора (энтелехии), которому он приписывал свойство определять целостность и целесообразные свойства развивающегося зародыша. Эта разновидность витализма (энтелехиальный витализм) явилась следствием банкротства механистического понимания жизненных явлений.

Эволюция воззрений Дриша, одного из виднейших представителей неовитализма конца XIX и начала XX в., чрезвычайно поучительна. Дриш начал свою научную деятельность как исследователь, давший блестящие образцы применения экспериментального метода к изучению явлений эмбриональных и постэмбриональных регуляций. Помимо получения интересных фактических данных, Дриш пришел в своих работах к важным теоретическим обобщениям. Так, он сформулировал положение, что в развивающемся организме проспективная потенция его частей шире, чем их проспективное значение. Это означает, что отдельная часть организма (а равно и организм в целом) может реализовать не только ту возможность (проспективное значение), которая осуществилась при данных условиях, но и другие возможности (в сумме названные проспективной потенцией), для осуществления которых должны, конечно, быть созданы соответствующие условия. Приведенное обобщение Дриша послужило теоретической основой направленного воздействия на развивающийся организм, т. е. основой как в экспериментальном методе при лабораторном изучении формообразования, так и для изменения направления развития в практических целях. Дриш, в сущности, подвел итог исследованиям многих ботаников и зоологов, доказывавших пластичность форм и возможность их экспериментального изменения. Новую область биологии, занимающуюся экспериментальным изучением развития организма, Ру, как это было отмечено выше, называл механикой развития, Дриш — физиологией развития, К. А. Тимирязев — экспериментальной морфологией, а М. М. Завадовский — динамикой развития.

В отличие от механистов, допускавших строгую детерминацию частей развивающегося организма и предопределение их будущей судьбы в развитии, виталисты, в частности Дриш, считали способный к регуляционным изменениям организм «гармонично-эквипотенциальной системой», так как, по их мнению, части этой системы первоначально обладают равными возможностями (потенциями), а итогом развития оказывается гармонично построенное целое. Проспективное значение части развивающегося целого ( $B$ ), по Дришу, может быть выражено формулой  $B = f(S, l, E)$ , которая выражает функциональную зависимость проспективного значения части от ее величины  $S$ , положения в целом  $l$  и присущей целому организму потенции вызывать формирование данной части в том или ином направлении; это свойство целого — энтелехия  $E$ . Ей, как считал Дриш, может быть дано только отрицательное определение: энтелехия не энергия, не сила, не константа, не субстанция; она не связана с чем бы то ни было материальным; она внепространственна





ГАНС ДРИШ  
(1867—1941)

и вообще может мыслиться только как понятие. Определение энтелехии, данное Дришем в книге «Философия органического» (1908), достаточно ясно показывает, что это ненаучное понятие. Вместе с тем конкретные исследования Ру, Дришем и другими эмбриологами-экспериментаторами явлений формообразования наметили тот путь, следуя которому в первой половине XX в. эмбриология смогла обогатиться большим количеством фундаментальных открытий.

### Маркировка раннего зародыша

Аналитическое и экспериментальное изучение индивидуального развития, успешно начатое в 80-х годах XIX в., широко развернулось за порогом XX столетия.

Выяснение закономерностей превращения частей оплодотворенного яйца или зародыша на стадии бластулы в органы и системы сформированного организма осуществлялось разными методами. Один из них, связанный с именем немецкого эмбриолога В. Фогта, заключался в нанесении красочных меток на отдельные участки поверхности бластулы амфибий и в наблюдении за перемещением этих меток. Таким образом удалось установить, что одни метки на последующих стадиях, прежде всего во время гаструляции, оставались на поверхности, входя в состав покровов и закладки нервной системы, другие погружались в глубь зародыша, образуя закладки хорды и осевой мезодермы.

Перемещения клеток и клеточных комплексов, изменяющие конфигурацию частей зародыша, все более приближающуюся к окончательной, а также качественные изменения отдельных клеток и их групп — дифференцирование, изучались как аналитическим, так и экспериментальным путем.

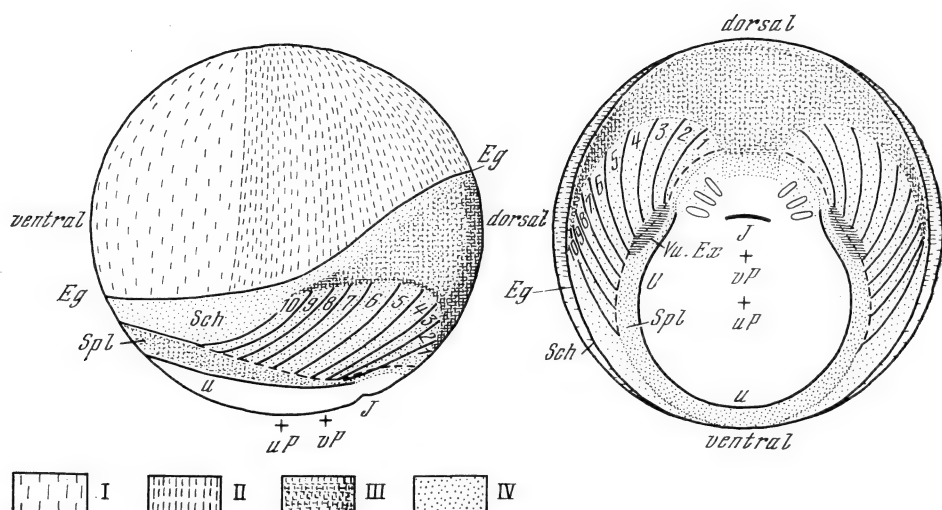


ВАЛЬТЕР ФОГТ  
(1888—1941)

### Теория поля

Советский биолог А. Г. Гурвич сделал смелую попытку подойти к анализу формообразовательных перемещений отдельных клеток, клеточных комплексов или слоев, опираясь на теорию поля. Наряду с исследованием морфогенеза у грибов и цветковых растений Гурвич изучал в свете этой теории также эмбриональный морфогенез центральной нервной системы и закладку скелета конечностей позвоночных. Согласно его первоначальной гипотезе, абстрагированной от гистологического строения какой-либо развивающейся части организма, источником направленного роста закладки является «поле», действие которого ограничивает формативные движения ее элементов, подобно тому, как магнитное поле ориентирует железные опилки. В последующих работах Гурвича, объединенных в 1944 г. в книге «Теория биологического поля», эта концепция вылилась в представление об элементарных анизотропных клеточных полях, синтезирующихся в поле целого (эмбриональной закладки, органа или организма) по правилам сложения векторов.

Понятие «поля» в сочетании с понятием «градиент» широко использовалось в специальных работах и сводках, посвященных общим проблемам формообразования в индивидуальном развитии (Г. Шпеман, 1936; Дж. Хаксли и Г. де Бер, 1932; К. Х. Уоддингтон, 1957; и др.). Теория поля, в понимании Гурвича, продолжает разрабатываться Л. В. Белоусовым, которому принадлежит, в частности, исторический очерк развития этой теории (1963).



Карта распределения презумптивных зачатков в бластуле тритона, полученная с помощью витальных меток (по В. Фоггу, 1925)

I — эпидермис; II — нейтральная пластинка; III — хорда; IV — мезодерма; 1—10 — будущие мезодермальные сегменты

### Элементарные модусы формообразования. Дифференцирующие деления

К области аналитического изучения онтогенеза относятся также исследования, посвященные закономерностям клеточного и тканевого дифференцирования и роста. Изменение формы зародыша в целом и его частей не может быть сведено к одному элементарному процессу, в частности, к изменению взаимного положения или формы клеток. Например, при инвагинационной гастрюляции происходит не просто впячивание одной стенки шарообразной бластулы, но и характерные внутриклеточные структурные и функциональные изменения.

Среди элементарных способов, или модусов формообразования наиболее сложным для изучения является именно дифференцирование, источником которого являются как влияния на клетки извне — воздействие соседних клеток и окружающей среды, так и внутренние процессы в самих клетках, выражающиеся в появлении в результате деления материнской клетки двух неодинаковых дочерних клеток. Следовательно, в первом случае речь идет о дифференцирующем взаимодействии, изучавшемся преимущественно экспериментальным путем, а во втором — о дифференцирующих делениях.

Попытку объяснить дифференцирование в онтогенезе неравномерным распределением составных частей клеток при их делении впервые сделал в конце XIX в. А. Вейсман. Его идея о дифференциальном, неравнонаследственном делении клеточного ядра, как уже было сказано, не подтвердилась, однако представление о существовании дифференцирующих делений возродилось впоследствии, когда было с несомненностью установлено, что различия в судьбе каждой из двух дочерних клеток могут возникать в результате самого деления производшей их материнской клетки. К числу явлений этого рода относится прежде всего неравно-

мерное распределение материалов протоплазмы дробящегося яйца между отдельными бластомерами.

Дифференцирующие деления на более поздних стадиях развития особенно подробно описывались у насекомых. Обзор явлений этого рода приведен в книге А. Кюна «Лекции по физиологии развития» (1955). Дифференцирующие деления описаны, в частности, при развитии фасетчатых глаз у муравьев и при образовании крыловых чешуек у бабочек.

Примеров, в которых дифференцирующий характер клеточных делений был бы точно доказан цитологическими описаниями, немного. Существует, однако, огромное количество явлений дифференцирования и на преэмбриональных этапах (образование гамет), и на всех стадиях эмбрионального и постэмбрионального развития, которые с очень большой долей вероятности могут быть объяснены наличием делений; в результате этих делений дочерние клетки оказываются с самого момента их возникновения не тождественными друг другу.

### Анализ явлений роста

Среди явлений индивидуального развития аналитическими методами наиболее успешно исследовались процессы роста. При аналитическом изучении роста увеличение размеров целого организма или отдельных его частей рассматривалось прежде всего с чисто количественной стороны, что выражалось в попытке найти математическое выражение скорости этого процесса. Предлагались эмпирические кривые и соответствующие им уравнения, подобранные по принципу наибольшего совпадения со сглаженной кривой, получаемой непосредственным измерением линейных, объемных или весовых данных, относящихся к растущим организмам или их частям.

Другой способ получения уравнений роста основывался на определенных теоретических предпосылках, лежащих в основе понимания сущности явлений роста. Т. Б. Робертсон (1923) исходил из представления о росте как процессе, совершающемся неограниченно долгое время всей массой организма или органа, и выражал его уравнением, идентичным уравнению скорости мономолекулярной аутокаталитической реакции. Эта формула роста подверглась справедливой критике, поскольку давно уже было известно, что относительная скорость роста с возрастом обычно убывает. Ч. Майнот (1913) высказал предположение, что это замедление зависит от прогрессирующего дифференцирования клеток, постепенно утрачивающих вследствие этого способность к размножению. Из этого же предположения исходили авторы теорий роста, независимо друг от друга разрабатывавшие эту проблему — С. Броди в США, Дж. Хаксли в Англии и И. И. Шмальгаузен в СССР — и пришедшие к выводу, что зависимость между размерами зачатка, органа или целого организма и временем может быть выражена уравнением параболы. Изучение изменений скорости роста органов при развитии куриного зародыша в сопоставлении с литературными данными, относящимися к росту рыб и человека, позволили Шмальгаузену сделать обобщение, что такой параболический рост типичен для всех случаев, когда рост сопровождается прогрессивным дифференцированием. Шмальгаузен (1935) показал, что процесс роста может быть охарактеризован константой  $k$ , являющейся произведением удельной скорости роста  $C_v$  и возраста  $t$ :

$$C_v \cdot t = k.$$

Удельная скорость роста представляет бесконечно малое приращение за бесконечно малый отрезок времени, отнесенное к единице размера, т. е.

$$C_v = \frac{dv}{dt} \cdot \frac{1}{v}.$$

Величина  $k$  остается постоянной в течение каждого обособленного периода жизни. При переходе от одного периода жизни к следующему величина константы роста обычно уменьшается, что является выражением обратной зависимости между ростом и дифференцированием.

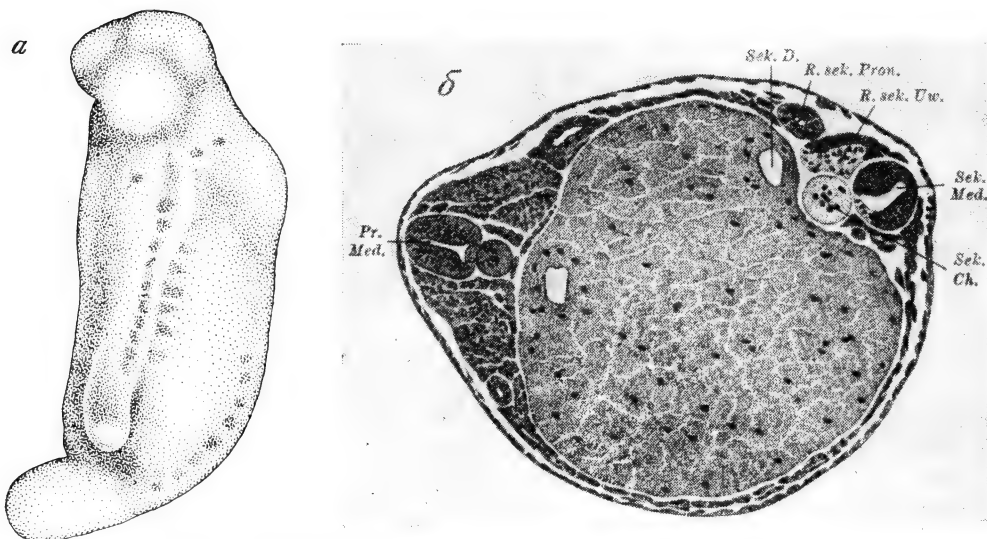
Выражение процессов роста уравнением параболы дает возможность математического описания отношений роста между отдельными частями тела или между частью и целым организмом, т. е. так называемого относительного роста.

### Методы экспериментальной эмбриологии

В XX в., особенно начиная с 20-х годов, широко развернулись экспериментальные исследования эмбрионального развития. Стремление преодолеть виталистическое истолкование эпигенеза, связанное, главным образом, с воззрением Дриша, вылилось в попытки представить формообразовательные процессы в онтогенезе как результат взаимного влияния частей развивающегося зародыша. Основателем этого направления в эмбриологии по справедливости считается немецкий эмбриолог Г. Шпеман, разработавший тонкие методы хирургического вмешательства в процессы эмбрионального развития.

Объектом исследования Шпемана, его учеников и многочисленных последователей были преимущественно зародыши амфибий на ранних стадиях развития. Используя простые инструменты — тонко отточенные скальпели, микропипетки, волосяные петли и стеклянные иглы, — эмбриологи шпемановской школы успешно осуществляли удаление определенных, точно локализованных участков зародыша и пересадки таких участков с одного места на другое того же или другого зародыша.

Если на стадии бластулы или ранней гастролы пересадить участок будущей спинной эктодермы одного зародыша на брюшную или боковую сторону другого, то пересаженный участок развивается не так, как он развивался бы, будучи оставлен на месте. Этот участок дает начало не той или иной области головного или спинного мозга, а, ассимилируясь окружающей покровной эктодермой, принимает участие в образовании кожи. Другими словами, пересаженный участок эктодермы развивается не в соответствии с его происхождением, а в соответствии с местом, где он оказывается после операции. Равным образом, участок будущей покровной эктодермы, взятый с брюшной или боковой области бластулы или ранней гастролы и пересаженный на спинную сторону, превращается не в кожу, которая должна была бы развиться на месте, откуда этот участок был изъят, а в часть нервной системы хозяина. Достоверность этих результатов обеспечивалась, в частности, применением гетеро- или ксенотрансплантации, т. е. пересадкой упомянутых участков от одного вида хвостатых амфибий другому, например, от зародыша гребенчатого тритона зародышу альпийского, или даже пересадкой в пределах разных отрядов амфибий, например, от зародыша бесхвостой амфибии — жерлянки зародышу хвостатой амфибии — тритону. Различия клеток трансплантата и клеток хозяина позволяли с уверенностью су-



Индукция вторичного зародыша тритона (по Г. Шпеману и Г. Мангольд, 1924)

*a* — зародыш, на боку которого развился индуцированный зародыш со слуховыми пузырями, медуллярной трубкой и двумя рядами сомитов; *б* — поперечный разрез через зародыш с первичными (слева) и вторичными (справа) индуцированными осевыми органами

дить, какие части химерного зародыша развились из пересаженного материала и какие — из тканей хозяина под влиянием трансплантата.

Результат получается иной, если описанные операции провести на стадии поздней гаструлы. В этом случае участок спинной эктодермы образует на брюшной или боковой стороне включенную в кожу часть центральной нервной системы, а участок брюшной или боковой эктодермы, пересаженной на спинную сторону, дает в центральной нервной системе начало тканям кожи. Иначе говоря, а этой стадии пересаженные на другое место участки зародыша развиваются уже не в соответствии с новым местоположением, а в соответствии с их происхождением. Из этих опытов был сделан вывод, что при переходе к стадии поздней гаструлы у зародыша утрачивается способность изменять направление развития под влиянием нового окружения и, наоборот, закрепляется способность развиваться в одном определенном направлении.

### Детерминация. Открытие первичного организатора

Это закрепление формативных свойств эмбрионального материала получило название детерминации. Источником детерминации частей развивающегося организма Шпеман считал влияние одной части зародыша на другую.

Зависимость развития одной части зародыша от другой Шпеман открыл задолго до того, как было обнаружено упомянутое явление детерминации. В 1901 г. он сообщил об опытах удаления глазной чаши у зародышей травяной лягушки на стадии, когда закладки хрусталика, развивающегося из покрывающей глазную чашу эктодермы, еще нет; в отсутствие глазной чаши хрусталик, а равно и роговица, не развиваются. Наоборот, если пересадить зачаток глаза под эктодерму любой

части тела, или, если участок туловищной эктодермы пересадить поверх глазного зачатка, то из эктодермы, в норме не образующей хрусталика и роговицы, при контакте с глазной чашей развиваются хрусталик и прозрачная роговица.

Применительно к развитию осевых органов (осевой скелет, мускулатура, центральная нервная система) детерминационное взаимодействие частей доказывалось следующим образом. Во время гаструляции происходит выпячивание эмбрионального материала, лежащего в определенной области поздней бластулы; этот материал, как показывают опыты прижизненной красочной маркировки соответствующих участков зародыша, подстилает изнутри спинную эктодерму, дающую начало нервной системе, и образует так называемую крышу первичной кишки, средняя часть которой является будущей хордой: ее боковые мезодермальные участки развиваются в дальнейшем в туловищные мышцы, осевой скелет и выделительные органы. В процессе гаструляции этот погружающийся в глубь зародыша материал постепенно проходит через пограничный участок между анимальной и вегетативной половинами зародыша, ограничивающий сверху отверстие бластопора, т. е. через верхнюю, или спинную, губу бластопора. Если вырезать на стадии поздней гаструлы кусочек верхней губы бластопора и пересадить его другому, несколько более молодому зародышу в бластоцель (полость бластулы или ранней гаструлы), то из трансплантата на новом месте разовьются хорда и органы, в норме образующиеся из осевой мезодермы (мышцы, скелет и каналы предпочки). Под влиянием этого трансплантата прилежащая к нему эктодерма боковой или брюшной области зародыша изменит направление развития и даст начало не кожным покровам, а добавочной центральной нервной системе. В результате, у оперированного описанным образом зародыша, помимо осевых органов, развивающихся, как это имеет место в норме, на спинной стороне, образуется совокупность осевых органов на необычном месте. Подопытный зародыш имеет вид как бы двух соединенных вместе зародышей — первичного и вторичного. Из этих опытов Шпеман сделал вывод, что верхняя губа бластопора и развивающийся из нее хордомезодермальный зачаток обладают способностью воздействовать на прилежащую эктодерму, не только в эксперименте, но и в норме, побуждая ее к превращению в мозговую ткань. Шпеман назвал верхнюю губу бластопора организатором, или организационным центром, а ее формообразовательное воздействие на эктодерму — эмбриональной индукцией (см. также главу 26). За открытие этого явления Шпеман был удостоен в 1935 г. Нобелевской премии.

Позднее было выяснено, что явления индукции свойственны не только амфибиям, но и высшим позвоночным. В частности, было показано, что вторичные осевые органы могут быть индуцированы у куриных зародышей. Аналогичные явления индукции обнаружили и у зародышей кролика.

По представлениям Шпемана и его последователей, все эмбриональное развитие следует рассматривать как цепь индукционных процессов. Верхняя же губа бластопора выступает в роли первичного организатора. Не следует, впрочем, думать, что этот организатор возникает только тогда, когда во время гаструляции образуется спинная губа; он существует у зародыша значительно раньше, вероятно, в еще не начавшем дробиться оплодотворенном яйце в виде определенного участка яйцевой протоплазмы, называемого у амфибий «серым серпом». Наложением волосяной лигатуры можно отделить друг от друга два бластомера. Результаты



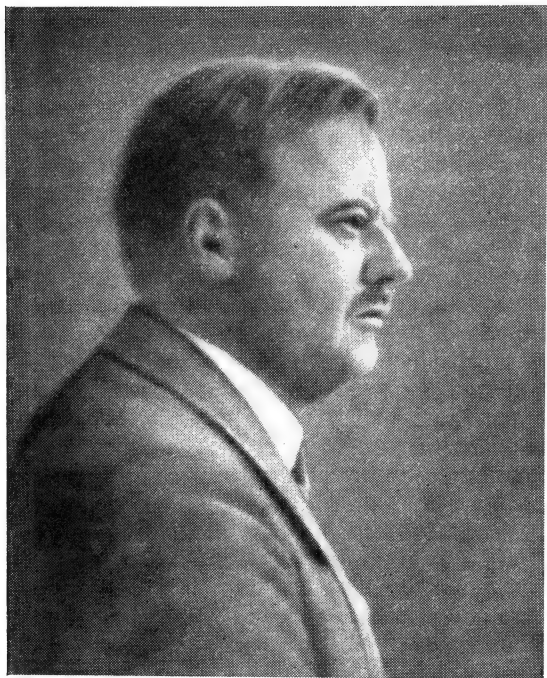
такой изоляции оказываются не всегда одинаковы. Если при первом дроблении борозда, разделяющая яйцо на два бластомера, проходит через середину «серого серпа», т. е. разделяет яйцевой материал на части, соответствующие правой и левой половинам зародыша, то из каждого бластомера при их изоляции разовьется целый, нормально сформированный зародыш. Если же положение борозды первого дробления таково, что она проходит на границе между будущими спинной и брюшной половинами, то результат изоляции бластомеров будет иным: из одного, соответствующего спинной стороне зародыша, образуется целый организм, а из другого — бесформенное скопление клеток, которое дальше не развивается. Следовательно, в первом случае материал организатора распределяется между бластомерами поровну, а во втором он оказывается только в одном из изолированных бластомеров.

Первичный организатор характеризуется региональностью: отдельные его участки по длинной оси зародыша индуцируют различные структуры. Участок верхней губы бластопора на стадии ранней гастролы, т. е. будущая передняя часть крыши первичной кишки, индуцирует преимущественно головные структуры, а такой же участок губы бластопора на стадии поздней гастролы, т. е. будущая задняя часть крыши первичной кишки, вызывает образование туловищных и хвостовых структур.

Из этих опытов первоначально напрашивался вывод, что реагирующая на индукционное воздействие эктодерма совершенно пассивна. Позднее было установлено, что способность эктодермы реагировать на действие индуцирующего агента (эту способность называют компетенцией) изменяется во времени и, подобно организатору, обнаруживает региональность. Вместе с тем экспериментальные данные показывают, что компетенция ранней эктодермы настолько широка, что можно говорить о ее тотипотентности; из эктодермальных клеток удавалось под влиянием индукции получать нейральные, эктомезенхимные, мезодермальные и даже энтодермальные образования. Возникающая в эксперименте нейрализация эктодермы может быть получена даже без воздействия индуцирующего агента. Это явление «самонейрализации» еще недостаточно проанализировано. Предполагают, что оно вызывается частичным цитолизом эктодермы под влиянием неблагоприятных условий или токсических воздействий.

### **Морфогенез отдельных органов**

После того, как первичный организатор — хордомезодермальный зачаток — индуцировал в спинной эктодерме образование центральной нервной системы, обнаруживается действие других индукторов — организаторов второго и третьего порядка, которое было раньше всего обнаружено на наиболее подробно изученном морфогенезе глаза позвоночных. На стадиях гастролации и нейруляции под индукционным действием переднего отдела хордомезодермы в нервной пластинке закладывается глазной материал, который затем обособляется от головного мозга — боковые участки переднего мозгового пузыря разрастаются в стороны, образуя глазные пузыри. Последние растут по направлению к эктодерме и вступают в контакт с ее внутренней поверхностью. Из глубокого слоя этих участков эктодермы образуется хрусталик, а из поверхностного — роговица, при этом первоначально округлый глазной пузырь уплощается, а затем образует двуслойную глазную чашу. На первых порах эмбриологи предполагали, что превращение глазного пузыря в чашу происходит в результате давления, оказываемого растущим хрусталиком. Как уже было сказа-



ГАНС ШПЕМАН  
(1869—1941)

по выше, дело обстоит иначе: образование хрусталика и роговицы есть следствие индукционного влияния глазной чаши на головную эктодерму.

За первыми работами, анализировавшими взаимодействие частей развивающегося глаза (Г. Шпеман, 1901; У. Льюис, 1904), последовало много работ, итоги которых обобщены, в частности, в книге Г. В. Лопашова и О. Г. Строевой (1963).

Примером вторичной индукции является образование зачатка внутреннего уха — слухового пузырька — и развитие вокруг него хрящевой капсулы. Индуктором слухового пузырька является средний мозг, а индуктором слуховой капсулы — слуховой пузырек. Последний факт был установлен Д. П. Филатовым (1916), который показал, что удаление одного слухового пузырька у зародыша жабы приводит к отсутствию хрящевой капсулы на соответствующей стороне тела, а пересадка слухового пузырька, освобожденного от окружающих его мезенхимных клеток, в другое место головы зародыша влечет за собой образование вокруг пересаженного пузырька хрящевой капсулы из мезенхимы, которая в норме в хрящевую ткань не превращается.

Естественно, что подобного рода факты заставили задуматься над вопросом о природе индукционного воздействия. Прежде всего было установлено, что индуцировать нервную систему из любого участка эктодермы тритона могут не только организаторы, взятые от зародышей того же вида, но и от зародышей других видов тритона, а также амфибий другого отряда (бесхвостые) и даже животных другого класса (птицы).

Вторичные организаторы, например, глазная чаша как индуктор хрусталика, или слуховой пузырек как индуктор хрящевой слуховой капсулы, также не обладают видовой специфичностью. Далее выяснилось, что в эксперименте индуктор может вызывать развитие не только того

органа, который под его влиянием возникает в норме, но и совершенно иного. Б. И. Балинский (1927) показал, что у зародыша тритона пересадка слухового пузырька или носовой плакоды под эктодерму бока в области между местами закладки будущих передней и задней конечностей индуцирует в месте трансплантации образование добавочной, пятой конечности. Кстати, здесь также отсутствует видовая специфичность индуктора, и в опыте с равным успехом может быть использован слуховой пузырек лягушки. Способность к индукции передается от организатора к той части, которая образовалась под его влиянием; уже образовавшаяся закладка нервной системы (медуллярная пластинка) в свою очередь способна индуцировать образование медуллярной пластинки при ее пересадке другому зародышу.

### Индукцирующие вещества

Все эти факты привели Шпемана к мысли, что индукционное действие организатора зависит от каких-то вырабатывающихся в нем веществ. Однако в течение десяти лет, прошедших со времени открытия организационного центра в верхней губе бластопора, подтвердить эту гипотезу не удавалось. Впрочем, в 1931 г. Шпеман и его сотрудники показали, что организатор сохраняет индукционную способность даже после механического разрушения составляющих его клеток и после интенсивного воздействия наркотизирующими веществами. Оставалось только не вполне ясным, были ли клеточные элементы организатора разрушены в этих опытах раздавливанием или наркотиком. Однако уже со следующего года экспериментаторы школы Шпемана начали публиковать работы, в которых описывали индукцию посредством несомненно убитых организаторов. Они нагревали индуцирующий материал сначала до 60°, затем даже до 145°, замораживали его, погружали в спирт, проводили через спирты и ксилол в парафин и затем через ксилол и спирты снова в воду. Несмотря на все эти процедуры, после которых в организаторе не оставалось, конечно, ни одной живой клетки, пересадка этого материала в бластоцель приводила к возникновению добавочных медуллярных пластинок. Убитые организаторы вызывали индукцию нервной ткани не только в эктодерме целого зародыша, но и в изолированных кусочках этого листа.

И. Гольтфретер (1933) показал, что лоскут эктодермы ранней гаструлы, помещенный в физиологический раствор, остается неизменным, если же в такой участок эктодермы завернуть кусочек убитого организатора, в ней образуется медуллярная пластинка. Индукционный эффект в подобном опыте можно получить не только от убитого организатора, т. е. верхней губы бластопора, но и от любой убитой ткани, взятой от зародыша взрослого животного и из человеческого трупа. Впрочем, различные ткани взрослых животных, как показали исследования в лабораториях И. Гольтфретера и С. Тойвонена, обладают качественно неодинаковой индукционной способностью: одни из них дают начало одним, другие другим отделам центральной нервной системы; кроме того, они индуцируют не только нервную ткань (нервную трубку), но и образования, развивающиеся из осевой мезодермы. В результате многолетних исследований Тойвонен (1953) пришел к заключению, что индукции в эмбриональном развитии осуществляются по меньшей мере двумя различными веществами: одно из них вызывает развитие нервной ткани, другое — мезодермы (последнее вещество Тойвонен выделил из костного мозга).

Для выяснения способа действия индуцирующих веществ практиковалось отделение компетентной эктодермы от источника индукции при помощи фильтров различной толщины и с различными размерами пор. Первоначально представление о переходе активных веществ из индуктора в реагирующую ткань при отсутствии их непосредственного контакта противопоставлялось взгляду, согласно которому для осуществления индукции необходим контакт, не связанный с переходом индуцирующих веществ.

В последнее время наблюдения при помощи электронного микроскопа обнаружили наличие субмикроскопических тяжей, соединяющих в гастреле нижнюю поверхность спинной эктодермы с крышей первичной кишки, в результате чего был сделан вывод, что «индуцирующее действие оказывают диффундирующие агенты, а для создания оптимальных условий для такого перехода клетки должны находиться в тесном контакте при нормальной инвагинации верхней губы бластопора»<sup>1</sup>.

### **Формообразовательный аппарат**

Большинство современных эмбриологов склоняется к выводу, что для осуществления индукции имеют значение как свойства (компетенция) реагирующей ткани (см. главу 26), так и свойства индуктора, хотя механизм индукционного действия продолжает оставаться неизвестным. Подобную точку зрения в 30-х годах развивал Д. П. Филатов, признававший специфический характер формообразовательных влияний одних частей зародыша на другие. Совокупность непосредственно взаимодействующих частей, участвующих в создании целостного органа или системы, Филатов называл формообразовательным аппаратом. Такими формообразовательными аппаратами являются, например, крыша первичной кишки (хордомезодерма) и спинная эктодерма гастролы, дающие у позвоночных начало всем осевым органам зародыша; глазная чаша и головная эктодерма с прилежащей мезенхимой, образующие все части глазного яблока, сетчатку, пигментный эпителий и радужину, белковую оболочку, роговицу и хрусталик.

По мнению Филатова, закономерности развития зародыша могут быть установлены только при таких исследованиях, в которых применяются и аналитический эксперимент и сопоставление сходных процессов у животных различных систематических групп при учете исторического (филогенетического) развития способов эмбриогенеза.

### **Регуляционная теория индукции**

Оригинальная трактовка явлений эмбриональной индукции была предложена М. А. Воронцовой (1960) и независимо от нее Б. П. Токиным (1959).

Воронцова рассматривала процессы индивидуального развития как проявление общей всем живым существам способности к регуляции. В случае индукции хрусталика глазной чашей или хрящевой капсулы слуховым пузырьком зачаток (индуктор) дополняется за счет индуцированного им образования до целого органа зрения или слуха. При индукции центральной нервной системы хордомезодермальным зачатком также происходит регулятивное дополнение части до целого и образуется еди-

<sup>1</sup> Л. Саксен, С. Тойвонен. Первичная эмбриональная индукция. М., ИЛ, 1963, стр. 14.

ная система осевых органов, а подчас даже почти полностью сформированный вторичный зародыш.

Сопоставляя результаты индукции, варьирующие от появления слабо дифференцированной нервной ткани до сформирования почти целого добавочного зародыша, Токин рассматривает индукцию как следствие стимуляции индуктором способности соматических клеток к развитию целого организма. Эта способность к «соматическому эмбриогенезу», по терминологии Токина, в норме не реализуется. Ее проявлению препятствуют структурные и функциональные корреляции частей зародыша. Индуктор нарушает эти корреляции, почему следует говорить не об организующем, а о дезорганизующем, или точнее, дезинтегрирующем его действии. Освобождение части зародыша от интегрирующего действия целого приводит к развитию этой части в направлении самостоятельного целого.

\* \* \*

В 50—60-е годы развитие эмбриологии как науки, изучающей закономерности морфогенеза, продолжалось. Однако в связи с общей ориентацией биологических исследований в сторону познания интимных механизмов жизненных явлений, протекающих на молекулярном уровне, внимание эмбриологов все более сосредоточивалось на тех молекулярных процессах, которые лежат в основе реализации наследственной информации в виде свойств и признаков развивающегося и сформированного организма. В результате синтеза ряда дисциплин сложилось новое комплексное направление — биология развития, которое стало ключевым в раскрытии закономерностей индивидуального развития. Рассмотрению проблематики этого направления посвящена глава 26.

## Глава 15. ЦИТОЭМБРИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ<sup>1</sup>

Зарождение первоначальных знаний по цитологии и эмбриологии высших растений относится к далеким временам. Однако соответствующие дисциплины сформировались только в XX в.

До начала XX в. изучение эмбриональных процессов основывалось лишь на описательном методе. И только в начале века началось более детальное и глубокое исследование этих процессов, основными задачами которого стало сравнительное изучение различных эмбриологических признаков у представителей разных семейств и порядков. Оно диктовалось потребностями систематики, филогении, физиологии, биохимии, генетики и селекции. Ниже освещается история главным образом цитоэмбриологии покрытосеменных растений.

### Строение пыльников и семязачек

В начале XX в. особенно бурно стало развиваться изучение цитоэмбриологии покрытосеменных. Оно привело к накоплению новых интересных данных по развитию и строению пыльников и семязачек, микро- и макроспор, мужского и женского гаметофитов, по прорастанию пыльцы и росту пыльцевых трубок, по оплодотворению, развитию и строению зародышей и эндосперма у представителей разных семейств.

Первое описание дифференциации пыльника было дано Е. Вармингом в 1873 г. Позднее многие исследователи описывали развитие пыльников у разных растений. В 1963 г. Т. Б. Батыгина, Э. С. Терехин, Г. К. Алимова и М. С. Яковлев, исследуя пыльники некоторых представителей *Gramineae* и *Ericaceae*, пришли к заключению, что дифференциация тканей пыльника может происходить как в центробежном, так и в центростремительном направлениях, а тапетум может возникать как из париедального слоя, так и из ткани вторичного археспория. На этом основании они предложили различать четыре типа дифференциации стенки пыльника: I — *Solanaceae*, II — *Ranunculaceae*, III — *Umbelliferae* и IV — *Ericaceae*. Другую классификацию типов дифференциации стенки пыльника дала Г. Дэвис (1966). Основываясь на поведении вторичного париедального слоя, она различает базальный, двудольный, однодольный и редуцированный типы.

При изучении пыльников многие исследователи обращали особое внимание на тапетум — слой, наиболее близко примыкающий к спорогенной ткани. Были описаны секреторный и амебоидный типы тапетума. Существует мнение, что тапетум питает растущие и развивающиеся пыльцевые зерна, а также участвует в образовании экзины, так как на внут-

<sup>1</sup> См. более полный обзор с приложением литературы в статье: В. А. Поддубная-Арнольди. К истории цитоэмбриологии растений. — В сб.: «Из истории биологии», вып. 4. М., «Наука», 1973, стр. 3—40.

ренной стороне клеток тапетума у представителей ряда видов были обнаружены сферические или слегка уплощенные овальные тельца («тельца Убиша», или «орбикулы»), дающие реакцию на вещества, сходные со спорополюнином (Дж. Роулей, 1963; К. Карниел, 1967).

Для многих покрытосеменных было описано развитие и строение семязпочек, даны классификации их типов, прослежена эволюция от более примитивных краппинуцеллятных с двумя покровами семязпочек к более высокоразвитым тенуинуцеллятным с одним покровом семязпочек (Ф. Нетолицкий, 1926; П. Махешвари, 1950; Г. Боке, 1959; Р. Капил, И. Вазил, 1963; М. И. Савченко, 1971).

### Микро- и макроспорогенезы

У многих видов, гибридов, гаплоидов, полиплоидов, мутантов и апомикетов детально описаны разные фазы мейоза при микро- и макроспорогенезах; показаны особенности как нормального, так и нарушенного течения мейоза (Г. Д. Карпеченко, 1927 и позднее; Т. Гудспид, 1954; К. Дарлингтон, 1937, 1965; А. Мюнтцинг, 1967; В. А. Поддубная-Арнольд, 1964, 1971). Эти данные значительно расширили и углубили представление о мейозе покрытосеменных.

Многочисленными современными исследованиями установлено, что нарушения нормального течения мейоза выражаются в образовании многоядерных археспориальных клеток, в перемещении хроматина из ядра в цитоплазму одной и той же или другой, рядом расположенной материнской клетки микроспоры (цитомиксис), в неодновременном расхождении хромосом к полюсам, в образовании мостов, уни- и поливалентов наряду с бивалентами, в выбрасывании хромосом за пределы веретена, в возникновении реституционных ядер, в образовании дополнительных ядер, отличающихся иногда ничтожно малыми размерами (микронуклеусы), в образовании наряду с тетрадами монад, диад, триад, полиад, клетки которых могут быть как одно-, двух-, трехъядерными, так и многоядерными.

### Цитомиксис. Цитоплазматическая мужская стерильность

Цитомиксис был впервые описан Р. Гетсом в 1911 г. у *Oenothera gigas*. В настоящее время он изучен у многих покрытосеменных, причем установлено, что чаще всего он встречается у межвидовых и межродовых гибридов (К. А. Петрова, 1970). Кроме того, оказалось, что цитомиксис может быть вызван и неблагоприятными внешними условиями. В отношении причин цитомиксиса не существует, однако, единого мнения. Одни исследователи рассматривают его как артефакт, вызванный плохой фиксацией материала или механическим повреждением; другие считают его патологическим явлением, связанным с нарушением физиологического состояния ядра и цитоплазмы под влиянием гибридизации или неблагоприятных условий внешней среды; третьи указывают на то, что он может быть источником новообразований в потомстве, так как в результате цитомиксиса иногда образуются полиплоидные гаметы, а также гаметы, утратившие отдельные хромосомы или их фрагменты. Новейшие обзоры по цитомиксису принадлежат Ф. Вейлингу (1965) и Э. Л. Милевой (1965, 1967).

Стало известно, что стерильность пыльцы не всегда связана с нарушениями правильности течения микроспорогенеза. Иногда и при правиль-



ном течении мейоза пыльца оказывается частично или полностью стерильной, как, например, у межвидовых гибридов, в роде *Taraxacum* (В. А. Поддубная-Арнольди, 1964), а также при молдавском и тexasком типах цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС).

Некоторые исследователи считают, что ЦМС связана с нарушением нормального развития тапетума, которое выражается в заметном утолщении тапетального слоя, в образовании на отдельных его участках периплазмодия, в гипертрофическом разрастании отдельных клеток, в патологическом характере вакуолизации цитоплазмы, и наконец, в задержке дегенерации. Л. И. Орёл (1971) на основании исследований *in vivo* пыльцевых зерен кукурузы и пшеницы, пораженных ЦМС, пришла к заключению, что дегенерация пыльцевых зерен в этом случае связана с патологической вакуолизацией их цитоплазмы.

### Мужской гаметофит

У разных представителей покрытосеменных как на фиксированном, так и на живом материале, были описаны разные типы развития и строения мужского гаметофита и спермиев, темпы их развития, а также эволюция от более примитивного, двухклеточного к более прогрессивному, трехклеточному типу пыльцы (П. Махешвари, 1938, 1950, 1963; В. А. Руми, 1960, 1969; В. А. Поддубная-Арнольди, 1964, 1971).

Большой интерес вызывают пыльцевые зерна, подобные зародышевому мешку, описанные у *Hyacinthus*, *Ornithogalum* и *Leptomeria billardieri*. Причину возникновения пыльцевых зерен, подобных зародышевому мешку, Дж. Стоу (1934) видел в присутствии некрогормонов, под влиянием которых в пыльце вместо доминантной «мужской потенции» проявляется «женская потенция». С. Найтани (1937) считал, что причина этого — воздействие температуры, а Л. Гейтлер (1941), отрицая в этом случае влияние внешних условий, утверждал, что подобное явление обусловлено генетически. Все это требует дальнейших исследований.

В практику изучения пыльцы и пыльцевых трубок как в СССР, так и за рубежом вошла методика тотальных препаратов, не разрезанных бритвой, предложенная Д. А. Транковским (1929). Н. В. Цингер и Т. П. Петровская-Баранова (1961) показали, что оболочка пыльцы пронизана живыми белками цитоплазмы и что она играет роль живой физиологически активной структуры, выполняющей весьма ответственные функции во взаимодействии пыльцы с окружающей средой. А. Горска-Брилас (1965), Т. П. Петровская-Баранова и Н. В. Цинген (1966) описали строение сферосом пыльцы и показали, что эти образования являются сложно устроенными органеллами, способными благодаря наличию в них целого ассортимента гидролитических ферментов выполнять активные физиологические функции. По их данным, сферосомы принимают участие в возникновении каллозных пробок пыльцевых трубок.

В 50—60-х годах разгорелась большая дискуссия по вопросу о роли вегетативного ядра пыльцевого зерна. Одни исследователи считают, что оно стимулирует рост пыльцевых трубок; другие придерживаются мнения, что оно играет активную роль в образовании спермиев; третьи склонны видеть в его существовании проявление атавизма. В. В. Финн, К. Ю. Кострюкова, Ф. Е. Руденко и другие описали спермий-клетки у многих покрытосеменных.

## Женский гаметофит

Многие исследователи описали разные типы женского гаметофита покрытосеменных и дали классификации, отражающие эволюцию зародышевого мешка от более примитивного моноспорического типа к более высокоорганизованному тетраспорическому (Б. Пальм, 1915; А. Чиаруджи, 1927; К. Шнарф, 1936; Ф. Фагерлинд, 1944; И. Д. Романов, 1945; П. Махешвари, 1950; А. Рутисхаузер, 1969; и др.).

Было установлено большое разнообразие в строении, форме и жизнедеятельности синергид и антипод зародышевого мешка. Оказалось, что у некоторых растений синергиды и антиподы отличаются гигантскими полиплоидными ядрами и политенными хромосомами. Дискутируется вопрос о роли самих синергид и антипод. Существует мнение, что синергиды как секреторные органы играют важную роль, с одной стороны, в привлечении пыльцевых трубок к зародышевому мешку, с другой — в растворении оболочки пыльцевой трубки и высвобождении ее содержимого с помощью вырабатываемых ими ферментов (цитазы и пектазы). Е. Н. Герасимова-Навашина и С. Н. Коробова (1959) пришли к заключению, что в функции синергид входит также обеспечение более точного проникновения спермиев в зародышевый мешок.

Некоторые исследователи считают антиподы секреторными органами, выполняющими функцию снабжения пищей при росте и формировании зародышевого мешка и даже зародыша и эндосперма; другие отрицают наличие у антипод жизненно важных функций и рассматривают их как рудимент заростка.

## Опыление и оплодотворение

В течение последних двух десятилетий стали уделять большое внимание опылению и оплодотворению покрытосеменных.

При изучении оплодотворения Герасимова-Навашина (1951 и позднее) не ограничилась его конечной фазой — слиянием половых клеток в зародышевом мешке; она учла также условия опыления и качество пыльцы. Признавая содержимое пыльцевого зерна единой оплодотворяющей системой («гамоцитом»), Герасимова-Навашина предложила различать три тесно связанные друг с другом процесса, идущие в женских органах цветка под воздействием множества пыльцевых трубок, врастающих в пестик после опыления: 1) непосредственная прямая взаимная ассимиляция половых элементов, т. е. двойное оплодотворение (ортоспермия); 2) ассимиляция зародышевым мешком содержимого пыльцевых трубок без прямого объединения клеток (параспермия); 3) ассимиляция содержимого пыльцевых трубок материнскими тканями цветка, отражающаяся на формировании плода (метаспермия).

И. М. Поляков (1955, 1964, 1971) рассматривает опыление и оплодотворение как единый процесс, разделенный на три фазы: прогамную («предбрачную»), фазу гамогенеза («зарождение путем брака») и постгамную. Это представление о трехфазовости процесса оплодотворения вошло в научную литературу.

Наряду с оплодотворением немало работ касается прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях столбика, завязи и семязпочек в норме, при совместимых и несовместимых скреплениях, под воздействием различных внешних факторов.

Исследованиями Герасимовой-Навашиной было установлено наличие примитотического, постмитотического и промежуточного типов оплодо-

творения в зависимости от характера поведения ядер спермиев при их проникновении в женские ядра. Автор детально описала не только развитие и строение мужских гамет, прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок, но и изменение спермиев по мере их движения к женским гаметам и при двойном оплодотворении у ряда покрытосеменных. Она впервые обнаружила проникновение в зародышевые мешки *Crepis capillaris* и *Taraxacum kok-saghyz* большого числа пыльцевых трубок (до 10) и спермиев (до 20), а также описала случаи диспермии. Вхождение нескольких пыльцевых трубок в зародышевые мешки *Myosurus minimus*, *Helianthus annuus*, *Taraxacum kok-saghyz*, *Calendula officinalis* и ряда видов *Veronica* было обнаружено также М. В. Чернояровым (1915), Е. И. Устиновой (1951), В. А. Поддубной-Арнольди (1954) и другими.

Большая дискуссия развернулась вокруг вопроса о характере движения (пассивном или активном) генеративной клетки и спермиев в пыльце, пыльцевой трубке и в зародышевом мешке.

При изучении прорастания пыльцы, роста пыльцевых трубок в тканях пестика и оплодотворения при отдаленной гибридизации у гибридов и полиплоидов были обнаружены нарушения нормального течения этих процессов, выражающиеся в замедлении прорастания пыльцы, роста пыльцевых трубок и движения спермиев, в запаздывании и даже отсутствии их слияния с женскими ядрами, в дегенерации спермиев и т. д.

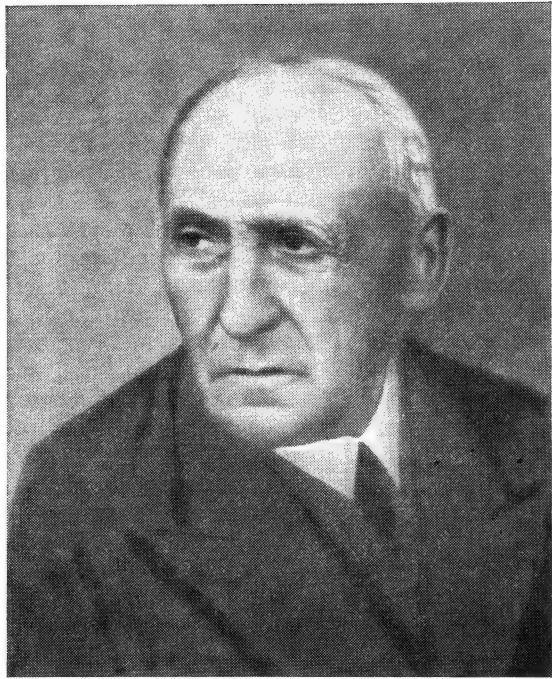
По оплодотворению покрытосеменных имеются обзоры О. Дальгрена (1927), Б. Вазара (1955, 1958), И. М. Полякова (1950, 1955), Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1955), К. Штефена (1953), П. Махешвари (1960), В. А. Поддубной-Арнольди (1964), А. Рутисхаузера (1969).

### Зародыш и эндосперм

В настоящее время как отечественные, так и зарубежные эмбриологи уделяют большое внимание изучению строения и развития гаусториев, зародышей, подвесков и эндосперма (на фиксированном и живом материале).

Наиболее выдающимися являются работы французского ученого Р. Суэжа, в течение более полувека исследовавшего развитие и строение зародышей у представителей многих семейств покрытосеменных и описавшего и классифицировавшего ряд их типов. Другие классификации типов зародышей были даны в обзорах К. Шнарфа (1929), Д. Джохансена (1950), П. Крэтэ (1963) и А. Рутисхаузера (1969). Направление исследований Суэжа и Крэтэ в настоящее время продолжают их ученики Ж. Гиньяр, Ж. Местр, М. Гурза и другие.

Уже много лет внимание исследователей привлекает зародыш злаков ввиду его необычайной сложности и своеобразия. Исследования подобного рода актуальны еще и потому, что имеют непосредственное отношение к проблеме происхождения однодольности. Оживленную дискуссию вызвали работы М. С. Яковлева (1951), М. С. Яковлева и М. Д. Иоффе (1951 и позднее), которые описали у пиона новый тип образования зародыша, названный ими типом пионовых. Как известно, у покрытосеменных, в отличие от голосеменных, каждое деление ядра у зародыша сопровождается образованием клеточной перегородки; у пиона же, как и у голосеменных, образуется многоядерный ценоцит, прежде чем начнут возникать клеточные перегородки. Некоторые исследователи описали развитие и строение зародышей у многих эфемеров, эпифитов, сапрофитов



**РЕНЕ СУЭЖ**  
(1876—1967)

и паразитов (Б. Свами, 1942 и позднее; Л. Г. Маркова, 1949 и позднее; В. А. Поддубная-Арнольди, 1964; З. И. Никитичева, 1971; и др.) и показали, что у этих жизненных форм в связи с их образом жизни зародыши обычно бывают нерасчлененные, редуцированные, т. е. такие, которые до полного созревания остаются недифференцированной клеточной массой. У некоторых древних покрытосеменных описаны очень маленькие, неполно развитые, но дифференцированные зародыши, развитие которых происходит после отделения семени от материнского растения, что указывает на их примитивность (И. В. Грушвицкий, 1961; И. А. Иванова, 1967).

К. Уардлоу в книге «Эмбриогенез у растений» (1955) описал строение и развитие зародышей у водорослей, мхов, хвощей, плаунов, папоротников, голосеменных и покрытосеменных. Он показал, что развитие и строение яйцеклетки, зиготы и зародыша зависит от генетических, физических, химических и физиологических факторов, что зигота — очень сложная реактивная система, которая могла возникнуть только в процессе длительной эволюции. Многими исследователями описаны нарушения нормального течения эмбриогенеза, вызванные неблагоприятными внешними условиями, гибридизацией и полиплоидией и могущие приводить к частичной или полной стерильности (В. А. Поддубная-Арнольди, 1964).

Обстоятельные обзоры о строении и функции эндосперма принадлежат Р. Бринку и Д. Куперу (1947), П. Махешвари (1950), Я. С. Модилевскому (1950), Р. Вундерлих (1959), Р. Чопра и Р. Сахару (1963), М. И. Худяк (1963). В них описаны разные типы строения и развития эндосперма (нуклеарный, целлюлярный и гелобластный), отмечена важная роль эндосперма в развитии зародыша, семени и плода, обсуждается вопрос его эволюции. В эндосперме часто отмечают нарушения правильного течения митоза и образование высокополиплоидных ядер.

## Апомиксис

Уже в конце XIX в. было описано не связанное с оплодотворением апомиктичное развитие зародышей и эндосперма. Однако детальное исследование апомиксиса началось только с начала XX в.

В настоящее время известны следующие основные типы апомиксиса: партеногенез редуцированный и нередуцированный — развитие зародыша из яйцеклетки без оплодотворения с гаплоидным или диплоидным числом хромосом; апогаметия редуцированная и нередуцированная — развитие зародыша без оплодотворения из клеток синергид или антипод с гаплоидным или диплоидным числом хромосом; апоспория — развитие зародышевого мешка из клеток нуцеллуса или покрова семязпочки; нуцеллярная эмбриония — развитие зародыша из клетки нуцеллуса; интегументальная эмбриония — развитие зародыша из клетки покрова семязпочки (А. Густафсон, 1946—1947; В. А. Поддубная-Арнольди, 1964; А. Рутисхаузер, 1969; С. С. Хохлов, 1970; Д. Ф. Петров, 1963).

Среди известных типов апомиксиса особое место занимает семигамия, впервые описанная Э. Батталиа (1947) у *Rudbeckia laciniata* и *R. speciosa*. При этом явлении спермий входит в нередуцированную диплоидную яйцеклетку, но не сливается с ее ядром, а делится независимо от него, образуя несколько ядер. В результате возникает химерный зародыш, в котором одни ядра диплоидные, возникающие в результате деления ядра яйцеклетки, другие гаплоидные, образовавшиеся при делении спермий. Данные Э. Батталиа были подтверждены С. Н. Мовсесян (1968) и М. П. Солнцевой (1970).

## Партенокарпия и полиэмбриония

Детальное цитоэмбриологическое исследование партенокарпии было проведено П. А. Барановым (1946) и М. И. Ивановой-Паройской (1938) для винограда; О. И. Рыбченко (1960) — для томатов и А. К. Дзевалтовским (1963) — для ряда тыквенных. Наиболее интересные обзоры по партенокарпии принадлежат Ф. Густафсону (1942), Б. Вазару (1955) и Л. А. Лудниковой (1970). Они подводят итог всему, что известно по партенокарпии, уделяют большое внимание выяснению причин ее возникновения и содержат классификацию ее типов.

По полиэмбрионии особенно интересны работы Дж. Осава (1912), А. Эрнста (1918), К. Шнарфа (1929), Дж. Уебера (1940), Б. Свами (1942—1949), А. Лебега (1952), М. С. Яковлева (1957), П. Махешвари и Р. Сахара (1963) и Т. Н. Наумовой (1971), которые не только значительно обогатили эмбриологию новыми данными, но и дали обзоры по полиэмбрионии, осветили вопрос о причинах ее возникновения и предложили классификацию ее типов.

## Электронно-микроскопические исследования

В последнее время в исследовании цитоэмбриологических признаков высших растений получила применение электронная микроскопия. Особенно широко этот метод используется при изучении генеративных органов голосеменных. Первыми объектами субмикроскопических исследований эмбриологических признаков покрытосеменных были пыльца и пыльцевые трубки (Р. Шардар, 1958; Г. Боп-Хассенкамп, 1960). В настоящее время на субмикроскопическом уровне исследуются стенки пыльника, покровы

семяпочки, микро- и макроспоры, мужской и женской гаметофиты, зародыш и эндосперм у разных представителей покрытосеменных.

И. Роулей, К. Мюлеталер и А. Фрей-Вислинг (1959), изучая оболочку пыльцы некоторых злаков, установили, что она пронизана каналами, через которые цитоплазматические нити (плазмодесмы) сообщаются с окружающей их цитоплазмой тапетума. Кроме того, они показали, что электронный микроскоп позволяет различить в структуре экзины очень тонкие детали, которые особенно интересны для полинологов. В клетках тапетума пыльника обнаружены эндоплазматический ретикулум, митохондрии, пластиды и диктиосомы.

М. Сассен (1964), А. А. Чеботарь (1968, 1970), Б. Вазар (1969, 1971) и другие показали, что генеративная и вегетативная клетки пыльцы, как и любая клетка организма, содержат митохондрии, пропластиды, пластиды, диктиосомы, сферосомы, рибосомы, эндоплазматический ретикулум, липидные глобулы и вакуоли.

В настоящее время особенно интенсивно метод электронной микроскопии для изучения эмбриологических признаков покрытосеменных использует У. Дженсен. По данным Дженсена (1964 и позднее), центральная клетка зародышевого мешка, яйцеклетка, синергиды, антиподы, зародыш и эндосперм у хлопчатника имеют эндоплазматический ретикулум, рибосомы, митохондрии, пластиды, аппарат Гольджи и пузырьки неизвестной природы. Оболочки ядер яйцеклетки, синергид и эндосперма имеют поры. Пластиды образуют крахмал, являясь, следовательно, амилопластами. Митохондрии имеют кристы. У более развитых зародышей пластиды приобретают ламеллы и становятся прохлоропластами. Яйцеклетка хлопчатника, по мнению Дженсена (1965), одета клеточной оболочкой не полностью, а только со стороны микропиле. Халазальный ее конец, как и центральная клетка, одета лишь плазменной мембраной. Яйцеклетка находится на низком уровне активности, о чем свидетельствуют ее недостаточно развитые митохондрии и диктиосомы. Органеллы центральной клетки более развиты, что указывает на ее высокую активность. Разница в уровне активности яйцеклетки и центральной клетки оказывает влияние на развитие зародыша и эндосперма.

В последнее время предпринимаются попытки исследовать на субмикроскопическом уровне и процесс двойного оплодотворения. По мнению У. Дженсена и Д. Фишера (1968), изучавших этот процесс у хлопчатника, одна из синергид дегенерирует перед вхождением пыльцевой трубки в зародышевый мешок, и именно в эту дегенерирующую синергиду пыльцевая трубка изливает свое содержимое. Эти исследователи категорически утверждают, что цитоплазма спермиев не входит ни в яйцеклетку, ни в центральную клетку и что при оплодотворении сливаются только ядра. Дженсен и Фишер предполагают, что цитоплазма спермиев остается в дегенерирующей синергиде. Дегенерация синергид проявляется в разрушении мембран, в результате чего плазмалемма, эндоплазматический ретикулум и органеллы становятся неразличимыми. При электронно-микроскопическом исследовании зародышевого мешка льна Ж. Вазар (1969, 1971) получила подтверждение, что одна из двух синергид дегенерирует перед вхождением пыльцевой трубки в зародышевый мешок и что это вхождение осуществляется именно через дегенерирующую синергиду.

## Многообразие цитоэмбриологических признаков

По мере развития цитоэмбриологии покрытосеменных было обнаружено значительное многообразие цитоэмбриологических признаков и установлено, что такие признаки, как типы развития и строения тапетума пыльников, микроспор, мужского гаметофита, семязпочки, макроспор, женского гаметофита, прохождения пыльцевых трубок, оплодотворения, эндосперма, зародыша, подвеска, гаусториев, апомиксиса, партенокарпии и полиэмбрионии, характеризуя определенным образом ту или иную группу покрытосеменных, являются признаками систематическими и филогенетическими. При этом одни из них оказались примитивными, другие прогрессивными. Другие группы высших растений — мхи, плауны, хвощи, папоротники, цикадовые и хвойные — характеризуются иными чертами эмбрионального развития и строения, чем покрытосеменные, но и здесь признаки развития и строения мужского и женского гаметофитов с их антеридиями и архегониями, сперматозоидами и яйцеклетками, а также признаки развития и строения начальных стадий спорофита характерны для каждой отдельной группы и также имеют значение для систематики и филогении.

О происхождении покрытосеменных высказано много различных гипотез, но этот вопрос ввиду его чрезвычайной сложности и недостаточности наших знаний, прежде всего об ископаемых растениях, до сих пор не решен (см. также главу 2). Данные цитоэмбриологии пока только лишь вскрыли специфические особенности различных отделов высших растений, показав, что между покрытосеменными и высшими растениями любых других отделов существуют большие различия, причем наименьшее различие обнаружено между покрытосеменными и голосеменными. Согласно представлениям ряда исследователей, из всех голосеменных гнетовые обнаруживают наибольшее сходство с покрытосеменными, что, возможно, указывает на общность их происхождения.

При решении вопроса о происхождении покрытосеменных важно выяснить происхождение зародышевого мешка и двойного оплодотворения. Систематики, придерживающиеся гипотезы монофилетического происхождения покрытосеменных, считают, что зародышевые мешки и двойное оплодотворение являются настолько своеобразными и специфическими явлениями, что они могли возникнуть только однажды и в одном месте. К этому представлению склоняются и многие цитоэмбриологи.

Герасимова-Навашина (1958) высказала иную точку зрения. Она считает, что ни зародышевый мешок, ни двойное оплодотворение покрытосеменных не являются образованиями *sui generis*, что их возникновение основано на общих закономерностях клеточного деления и что они могли образоваться не один раз и в разных местах. Такое представление согласуется с мнением тех систематиков, которые отстаивают гипотезу полифилетического происхождения покрытосеменных. Для объяснения происхождения механизма двойного оплодотворения Герасимова-Навашина (1947) выдвинула «митотическую» гипотезу, согласно которой в основе этого процесса лежат те же факторы, которые действуют при всяком митотическом делении ядра и клетки.

В истолковании сущности двойного оплодотворения с самого начала открытия этого явления мнения ученых резко разошлись. Одни из них (Я. С. Модилевский, 1953; Н. В. Цингер, 1958; и др.) вслед за С. Г. Навашиным рассматривают оба слияния, происходящие при двойном оплодотворении, как половые, другие же (Э. Страсбургер, 1900; Э. Сержан,



1900; О. Порш, 1907; П. Шюргоф, 1926; Б. М. Козо-Полянский, 1949) расценивают второе звено двойного оплодотворения — слияние вторичного ядра зародышевого мешка со спермием как «вегетативное оплодотворение», как «стимул к росту», как заросток или как своеобразный «ментор». По мнению Р. Бринка и Д. Купера (1947), двойное оплодотворение является как бы компенсацией крайней редукции женского гаметофита; оно повышает активность эндосперма, давая этой ткани физиологические преимущества гибридизации.

В представлениях о происхождении зародышевого мешка покрытосеменных долгое время господствовала архегониальная гипотеза О. Порша (1907), согласно которой в зародышевом мешке Polygonum-типа имеются два полярно расположенных архегония, гомологичных архегониям голосеменных. В последнее время архегониальную гипотезу отстаивает французский ученый М. Фавр-Дюшартр (1964—1968, 1970), но в отличие от Порша он признает наличие у них не двух, а трех архегониев, из которых один одноядерный (яйцеклетка), а два других двухъядерные (синергида + верхнее полярное ядро и синергида + нижнее полярное ядро). Другие исследователи утверждают, что эти гипотезы противоречат известным теперь фактам о развитии и строении зародышевых мешков, особенно би- и тетраспорических типов.

В противовес архегониальной гипотезе происхождения зародышевого мешка выдвинута гнетовая гипотеза, которую настойчиво отстаивал Ф. Фагерлинд (1947). По мнению Махешвари (1948), гнетовая гипотеза наиболее привлекательна. Она могла бы стать рабочей гипотезой для стимуляции дальнейших исследований по вопросу о происхождении зародышевого мешка покрытосеменных. Согласно гнетовой теории, все клетки верхней части зародышевого мешка равноценны и каждая из них может дать начало зародышу; в зародышевом мешке покрытосеменных, как и гнетовых, архегонии отсутствуют. Некоторые исследователи считают, что редукция мужского и женского гаметофитов покрытосеменных зашла настолько далеко, что образование у них антеридиев и архегониев стало невозможным (Е. Н. Герасимова-Навашина, 1958).

Несмотря на наличие ряда гипотез происхождения зародышевого мешка и двойного оплодотворения, из которых здесь упомянуты наиболее интересные, вопрос этот не может считаться решенным.

Важное значение цитоэмбриологии для систематики внутри покрытосеменных впервые отмечено К. Шнарфом, который в своей книге «Сравнительная эмбриология Angiospermae» (1931) обобщил все известные к этому времени данные по эмбриологии покрытосеменных, расположив их по системе Р. Веттштейна (1924), и указал на те семейства, которые оказались недостаточно исследованными или вовсе не исследованными со стороны цитоэмбриологии. После этого появилось много работ по сравнительной цитоэмбриологии разных классов, порядков, семейств, родов и видов покрытосеменных (В. А. Поддубная-Арнольди, 1944 и позднее; М. С. Яковлев, 1950 и позднее; Г. Б. Родионова, 1967; Л. В. Кудряшов, Е. И. Савич, 1968; Е. Л. Кордюм, 1968; Г. М. Ильина, 1968; Н. Г. Афанасьева, 1971).

Для развития сравнительной цитоэмбриологии покрытосеменных особенно важное значение имели работы Махешвари (1950—1959) и его учеников, а также указанная ранее книга Г. Дэвис (1966) по систематической эмбриологии.

## **Применение эксперимента в цитозмбриологии. Изучение цветения, опыления и плодоношения**

Экспериментальный метод в исследовании эмбриональных процессов зародился совсем недавно, но с каждым днем его проникновение в эту область усиливается. Особое значение он приобретает в связи с развитием генетики. При помощи этого метода исследуют у многих покрытосеменных развитие пыльцы и зародышевого мешка, жизнеспособность пыльцы и рылец, прорастание пыльцы на рыльце, рост пыльцевых трубок в тканях пестика, оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма через разные промежутки времени до и после опыления и оплодотворения. Многие исследователи анализируют влияние различных условий среды на течение эмбриональных процессов, пытаются объяснить причины несовместимости, часто наблюдаемой при межвидовых и межродовых скрещиваниях и при самоопылении перекрестноопыляющихся растений, а также выяснить причины стерильности. Этим методом изучают развитие пыльцы и зародышевого мешка, прорастание пыльцы, рост пыльцевых трубок, развитие зародыша и эндосперма при само- и перекрестном опылении, при опылении разным количеством пыльцы и пыльцесмесями, при отдаленной гибридизации, мутагенезе, гаплоидии и полиплоидии, при исследовании разных половых форм цветков и превращения одного пола в другой, при апомиксисе, полиэмбрионии и партенокарпии. Многие цитозмбриологи, особенно советские, занимаются исследованием эмбриональных процессов у различных культурных растений для пополнения данных по биологии цветения и плодоношения, от знания которой зависит выбор того или иного метода генетико-селекционной работы с этими растениями.

В результате цитозмбриологических исследований представления о биологии цветения, опыления и плодоношения многих культурных и дикорастущих полезных растений значительно расширились и стали более точными. Установлено также, что неблагоприятные внешние условия, мутагенез, гибридизация, гаплоидия и полиплоидия нарушают правильность течения эмбриональных процессов и приводят к понижению фертильности.

В настоящее время ученые не только описывают те или иные эмбриональные процессы, объясняют причины таких явлений, как нескрещиваемость, стерильность, изменение пола, гаплоидия, полиплоидия, апомиксис и т. д., но и пытаются воздействовать на них и добиться возможности управлять ими. Преодоление нескрещиваемости и стерильности, экспериментальное получение в одних случаях и подавление в других апомиксиса и полиэмбрионии, получение гаплоидии, полиплоидии и партенокарпии, продление жизнеспособности пыльцы и рылец — все это проблемы очень сложные; они являются в сущности не только цитозмбриологическими, но и общебиологическими.

Длительное время цитозмбриологические исследования культурных растений велись несистематически. Многие из них остаются до сих пор слабо исследованными или вовсе не исследованными в этом отношении. Ввиду того, что цитозмбриологический анализ углубляет познание биологии цветения, опыления и плодоношения, планомерное изучение цитозмбриологии культурных и дикорастущих полезных растений приобретает актуальное значение.

Цитоэмбриология покрытосеменных, становясь экспериментальной наукой, оказывается связанной не только с генетикой и селекцией, но также с физиологией и биохимией. Изучению физиологии и биохимии эмбриональных процессов способствует применение цито- и гистохимической методики. При помощи этих методик в клетках тапетума пыльника удалось обнаружить яркие положительные реакции на некоторые пластические и физиологически активные вещества, ферменты и витамины, что свидетельствует о физиологической активности этой ткани.

В настоящее время особенно много сделано в изучении физиологии и биохимии пыльцы, что получило отображение в обзорах Р. Бринка (1924), Дж. Иванами (1956, 1959), Б. Джори и И. Вазила (1961), И. Н. Голубинского (1961, 1971), Х. Линскенса (1964, 1967), У. Розена (1968), Ж. Дексхеймера (1971). В своей обстоятельной работе по физиологии пыльцы и пыльцевых трубок Голубинский (1971) указывает на наличие взаимного влияния пыльцы в пыльцесмесях, проявляющегося в каждом отдельном случае по-разному.

А. Кубо (1956) и И. Вазил (1959, 1963) добились прорастания на искусственных питательных средах пыльцы ряда тыквенных, злаков, сложноцветных, вересковых и других растений, чего до сих пор не удалось сделать другим исследователям. В пыльце и пыльцевых трубках многих покрытосеменных обнаружены различные пластические, минеральные, физиологически активные вещества, ферменты и витамины.

В настоящее время показано, что пестики ряда покрытосеменных содержат хемотропические вещества, способствующие привлечению пыльцевых трубок к зародышевому мешку, однако химический состав этих веществ не выяснен. Х. Линскенс (1969) объясняет направленный рост пыльцевых трубок к зародышевому мешку положительным гидротропизмом.

Н. В. Цингер, Т. П. Петровская, Н. Н. Полунина и В. А. Поддубная-Арнольди (1961) при помощи гистохимической методики исследовали локализацию и динамику накопления пластических, минеральных и физиологически активных веществ, а также ферментов и витаминов в пыльце и пыльцевых трубках многих покрытосеменных. Они показали, что кончик пыльцевой трубки по сравнению с остальной ее частью отличается наибольшей физиологической активностью. Некоторые исследователи, считая, что пыльца богаче витаминами и ферментами, чем другие органы растений, ставят вопрос об ее использовании в медицине (Л. Цедруп, 1954).

По физиологии оплодотворения особого внимания из работ советских ученых заслуживают труды Е. А. Бритикова (1951 и позднее), И. Н. Львовой (1950, 1953), И. М. Полякова (1950, 1955) и С. И. Лебедева (1949, 1953).

Применение цито- и гистохимических методик показало, что опыление вызывает подъем физиологической активности и приток большого количества пластических, физиологически активных веществ, ферментов и витаминов к растущим и развивающимся женским генеративным органам.

Многими учеными установлено, что в зависимости от возраста и химизма пестиков рост пыльцевых трубок протекает нормально, замедленно, ускоренно или останавливается. Успешному прорастанию пыльцы, росту пыльцевых трубок в тканях рыльца, столбика и завязи способст-

вует наличие ауксинов в пестике. Поляков (1955) отметил, что наличие в тканях пестика веществ группы витамина В является одним из важных условий прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок. Совместно с А. И. Дмитриевой (1959) он предложил новый метод исследования процесса оплодотворения при помощи маркирования пыльцы радиоактивными изотопами.

По изучению избирательности оплодотворения, закономерностей и механизмов этого явления много сделано Поляковым с сотрудниками (1950—1959) и П. В. Михайловой (1962).

В обзоре по «Физиологии опыления и оплодотворения растений» Бритиков (1957) показал, что обоюдная разнокачественность мужского и женского гаметофитов так же, как и различия в характере обмена веществ в разных частях пестика, способствует осуществлению взаимной избирательности в процессе оплодотворения.

П. М. Жуковский (1948, 1949) и С. И. Лебедев (1949, 1953) отметили важную роль каротиноидов в процессах спорогенеза и оплодотворения. Цингер и Поддубная-Арнольди (1956), обнаружив большое количество жира в момент оплодотворения у некоторых орхидных, также пришли к выводу, что этот жир выполняет не только трофическую функцию, но и является растворителем каротиноидов, играющих стимулирующую роль при оплодотворении.

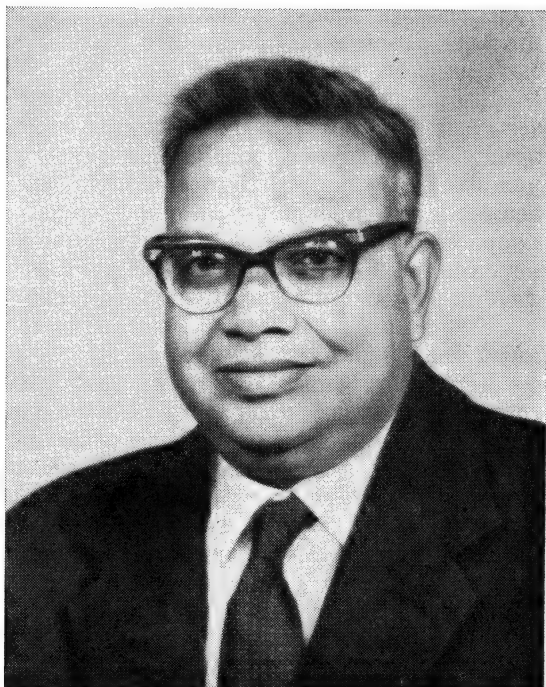
Гистохимическая методика применяется теперь не только для исследования тапетума пыльника, пыльцы, пыльцевых трубок и оплодотворения, но и для исследования семязпочек, зародышевого мешка, зародыша, эндосперма, семени и проростков, что способствует познанию их физиологических и биохимических особенностей. В этом отношении в Советском Союзе больше всего сделано Цингер (1958), которая изучила физиологию семязпочек, семян и плодов некоторых покрытосеменных растений. Совместно с Н. В. Цингер Т. П. Петровская, Н. Н. Полупина, Т. С. Кантор и В. А. Поддубная-Арнольди (1961) провели гистохимическое исследование локализации и динамики накопления некоторых пластических, физиологически активных веществ и ферментов у отдельных представителей орхидных, бобовых, льновых и сложноцветных на разных фазах развития их генеративных органов.

Наряду с использованием цито- и гистохимических методик, способствующих пониманию физиологии и биохимии эмбриональных процессов, в последнее время начинают применять микрокиносъемку.

### **Применение искусственной питательной среды**

За последнее время все более и более широкий размах приобретают работы по выращиванию цветков, соцветий, зародышей, эндосперма, завязей, семязпочек, пыльников и пыльцы на искусственной питательной среде *in vitro* в контролируемых условиях. Культивируя *in vitro* целые цветки или их части, ученые пытаются выявить факторы, ответственные за их развитие и дифференциацию, влияние на них различных химических веществ и показать, как проходят эмбриональные процессы *in vitro* и *in vivo*. Для преодоления нескрещиваемости в настоящее время разработаны методы искусственного опыления внутри завязи и искусственного оплодотворения цветков, отделенных от материнского растения и культивируемых на искусственной питательной среде.

В этом направлении особенно ценны работы индийских ученых школы Махешвари.



ПАНЧАНАН МАХЕШВАРИ  
(1904—1966)

Махешвари и его учениками (1962) установлено, что при инъекции суспензии пыльцы в завязи *Papaver somniferum*, *Eschscholzia californica*, *Agremone mexicana* и *A. ochroleuca* пыльца хорошо прорастает непосредственно на семяпочках; пыльцевые трубки входят в них и производят оплодотворение, в результате чего образуются нормальные плоды и семена, хотя и несколько в меньшем числе, чем в естественных условиях. И. М. Поляков и В. П. Деревянко (1971), применив аналогичную методику, добились массового получения полноценных семян у *Papaver somniferum* путем «внутризавязного опыления».

При одновременной культуре пыльцы и неоплодотворенных семяпочек *Papaver somniferum*, *Eschscholzia californica*, *Agremone mexicana*, *Nicotiana rustica*, *N. tabacum*, *Dicranostigma tranchetianum* и некоторых видов семейства *Caryophyllaceae* на питательных средах Нича и Уайта в пробирках обнаружено прорастание пыльцы, оплодотворение, развитие зародышей, эндосперма, семян и взрослых растений (Н. Рангасвами, 1963; П. Махешвари и К. Канта, 1964; М. Ценктелер, 1969; Б. Джори, 1971). Опыление и оплодотворение семяпочек табака в культуре с последующим получением нормальных проростков было успешно проведено А. И. Здруйковской-Рихтер (1971). Подобное же наблюдалось и у гибридных растений.

Ценктелер (1969, 1970) применял технику искусственного опыления и оплодотворения в пробирке не только в тех случаях, когда пыльца и семяпочки принадлежали разным видам одного и того же семейства, но и в тех случаях, когда пыльца и семяпочки относились к разным семействам. Опыляя семяпочки *Melandrium album* пыльцой *Datura stramonium*, он наблюдал оплодотворение и образование двухклеточного проэмбрио, который, однако, вскоре дегенерировал. Эти приемы открывают новые

перспективы для преодоления нескрещиваемости при несовместимости пыльцы отцовского растения с рыльцами, столбиками или самой завязью материнского растения.

Для селекционеров и генетиков особенно интересен метод культуры зародышей на искусственной питательной среде, так как он позволяет получить гибридные зародыши от таких скрещиваний, которые в обычных условиях не удаются (например, скрещивание пшеницы с элимусом), дает возможность преодолеть период покоя и ускорить прорастание трудно-прорастающих семян (например, ириса) и получить раннеспелые сорта персика, черешни, вишни и миндаля в тех случаях, когда в обычных условиях зародыши abortируют в семенах.

Кроме того, этот метод помогает подойти к познанию физиологии и биохимии зародыша.

Дополнительным средством преодоления трудностей получения *in vitro* проростков из недоразвитых зародышей является культура соцветий, цветков и завязей. Она полезна также для понимания действия опыления, оплодотворения и вегетативных частей цветка (околоцветника) на развитие плода. Кроме того, эти опыты ставились многими исследователями для изучения влияния на женскую генеративную сферу различных веществ — кинетина, колхицина, тиамина, биотина, гиббереллина, казенного гидролизата, томатного сока, дрожжевого экстракта и т. д. По культуре соцветий, цветков и завязей особенно успешными были опыты Ж. Нича (1949 и позднее) и П. Машехвари с учениками (1958, 1961—1963).

Было установлено, что зародыши могут возникать не только из половых, но и из соматических клеток каковыми являются клетки нуцеллуса и покровов семяпочки. В этой связи следует отметить работы Ф. Стьюарда и его учеников (1958—1967). Они показали, что при культуре изолированных клеток флоэмы моркови *in vitro* последние начинают делиться; образуются клеточные массы, подобные зародышам (эмбриониды), которые развиваются во взрослые растения. В настоящее время доказано, что можно культивировать *in vitro* изолированные клетки почти любой живой ткани растения, за исключением, может быть, только древесины. Таким образом, растительные клетки отличаются тотипотентностью. В Советском Союзе работы Стьюарда и его школы были успешно повторены и продолжены Р. Г. Бутенко (1964, 1970).

Немало внимания уделяют в последнее время культуре пыльников, микроспороцитов и пыльцы на искусственной питательной среде (Дж. Тейлор, 1950; А. Шпароу, 1959; И. Вазил, 1959, 1963; Б. Джори, 1971; С. А. Резникова, 1970, 1971). Исследованиями по культуре *in vitro* изученных пыльников установлено, что на искусственной питательной среде мейоз, развитие микроспор и мужского гаметофита протекают так же, как и в естественных условиях, поэтому такая методика открывает перспективы для исследования физиологии и биохимии этих процессов в контролируемых условиях.

### Искусственное получение апомиктов

За последнее время появились исключительно интересные работы с описанием образования эмбрионидов из пыльников и пыльцевых зерен при их культуре на искусственной питательной среде (С. Гуха и С. Махешвари, 1964 и позднее; Ж. Нич, 1967, 1969; К. Наката и М. Танака, 1968). У некоторых видов *Datura* и *Nicotiana* на искусственных питательных

средах получены эмбриониды не только из пыльников, но и из пыльцевых зерен.

В последнем случае они имели отцовский гаплоидный набор хромосом и потому были названы андрогенными.

Эмбриониды из пыльцевых зерен, возникшие в результате повторного деления последних, сначала проходили глобулярную, а затем двусемядольную стадии. Затем они превращались во взрослые гаплоидные растения и цвели, но оставались стерильными. В дальнейшем, культивируя *in vitro* отрезки стеблей андрогенных гаплоидов, Ничу (1969) удалось удвоить число хромосом в их клетках и получить фертильные растения у некоторых видов *Nicotiana*. Культура пыльников и пыльцы *in vitro* открывает широкие перспективы для массового получения гаплоидных растений. Последние представляют большую ценность для генетиков и селекционеров, так как облегчают получение гомозиготных линий.

Экспериментальное получение гаплоидных растений возможно не только при помощи указанного метода. Их получают также в результате межвидовых и межродовых скрещиваний, при воздействии высокой и низкой температур, опылении рентгенизированной пылью, рентгенизирования яйцеклетки и т. д. В настоящее время не только получены гаплоидные растения у многих видов пшеницы, риса, ржи, ячменя, кукурузы, табака, дурмана, паслена, хлопчатника, скерды и многих других, но и сделаны попытки использования редуцированного партеногенеза в целях селекции. Г. Д. Карпеченко (1930, 1935) и М. С. Навашин (1933) первые указали на возможность применения гаплоидов в практической селекции. С. Чейз (1952) осуществил ее, получив у кукурузы большое число гаплоидов, а от них — гомозиготных диплоидов.

Искусственно удалось стимулировать также нуцеллярную и интегументальную эмбрионию (Г. Хаберланд, 1924; Я. С. Модилевский, О. В. Мартынович, 1939). Однако зародышей, способных развиваться и превращаться в растения, в этих опытах получено не было.

Наибольший интерес представляет искусственное возбуждение передупцированного партеногенеза, так как он дает нормальную плодовитость, повторяется в потомстве и сохраняет относительную константность. А. Мюнтцинг, А. Рутисхаузер и М. Христов, скрещивая между собой частично апомиктичные виды *Potentilla*, *Ranunculus*, *Poa* и *Hieracium*, получили в потомстве одновременно половые и апомиктичные растения. Они пришли к заключению, что апомиксис — сложное биологическое явление, обусловленное специфическими генами.

### Обзоры по цитоэмбриологии

С накоплением знаний по цитоэмбриологии растений появились обзоры по общей и сравнительной цитоэмбриологии покрытосеменных. Первый из них, опубликованный в 1912 г., принадлежит американским ученым Дж. Култеру и Э. Чемберлену. Затем вышли обзоры П. Шюргофа (1926), К. Шнарфа (1927—1929; 1931), Р. Суэжа (1934), К. И. Мейера (1937, 1948, 1958), П. Махешвари (1950), Д. Джохансена (1950), Я. С. Модилевского (1953, 1956, 1963), П. А. Баранова (1955), В. А. Поддубной-Арнольди (1964), Е. И. Устиновой (1965), Г. Дэвис (1966), Д. Джори с соавторами (1967), А. Рутисхаузера (1969), И. А. Паламарчук (1970) и другие. Кроме того, опубликованы сводки по многим частным разделам цитоэмбриологии и руководства по технике цитоэмбриологических исследований.



Несмотря на то, что цитозембриология покрытосеменных в XX в. достигла значительного развития, многое предстоит еще сделать. Сравнительно-цитозембриологические исследования в настоящее время развиты недостаточно. Изучение физиологии и биохимии эмбриональных процессов, применение экспериментального метода пока еще только начались. Даже наиболее старый и заслуженный описательный метод как при световой, так и особенно при электронной микроскопии, далеко не исчерпал своих возможностей в изучении эмбриональных процессов. Несмотря на то что в ближайшем будущем особое внимание должно быть обращено на дальнейшее развитие экспериментального метода, его применение в изучении эмбриональных процессов не должно противопоставляться исследованию средствами описательной морфологии. Оба метода исследования одинаково важны и должны вестись параллельно. Только это может обеспечить дальнейший прогресс цитозембриологии растений.

## Глава 16. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Теории, объясняющие процесс индивидуального развития растений, относятся к XX в. Однако корни их уходят в XIX и конец XVIII в. Первые же идеи по этому вопросу были высказаны еще Теофрастом в античные времена.

Отправным моментом для изучения процесса индивидуального развития растений послужила формулировка понятия о растительном индивидууме, предложенная О. Деканделем в 1827 г. Позже в трудах М. Шлейдена (1838), А. Брауна (1849—1850) и других было выдвинуто представление о соподчиненной индивидуальности, согласно которому клетка, почка, побег, растение и т. д. являются особями разных порядков.

Попытки охарактеризовать ход качественных изменений, происходящих в растении с момента его появления до естественной смерти, предпринятые К. Линнеем (1751), Г. Маддоком (1792), Т. Найтом (1795), Ж.-Б. Ламарком (1809), А. Н. Бекетовым (1858), привели к установлению того факта, что многие растения при длительном вегетативном размножении вырождаются, что было объяснено их старением. Отметив качественно различные фазы жизни растения, Г. Шахт (1853) разделил жизнь дерева на три периода, разграничиваемые явлениями прорастания семени, первым цветением, старческим замедлением роста и естественной смертью. Эти представления были восприняты Ф. Энгельсом, который в заметках, написанных в 1874 г., выделил в онтогенезе животных и растений следующие жизненные фазы: «эмбриональная жизнь, юность, половая зрелость, процесс размножения, старость, смерть»<sup>1</sup>.

Следующим источником для разработки теории индивидуального развития растений явилась серия исследований, посвященных проблеме чередования поколений или смене форм, составляющих циклы онтогенеза растений. В 1851 г. В. Гофмейстер выяснил общность явления смены генераций для большинства высших растений. Г. Тюре (1853), Н. Принсгейм (1858) и А. де Бари (1858) установили затем, что циклы онтогенеза многих низших растений зачастую очень сложны и состоят из морфобиологически обособленных звеньев, имеющих значение самостоятельных особей, развивающихся в условиях среды, к которым они специфически приспособлены. Важной предпосылкой для разработки теории онтогенеза послужили также экспериментальные исследования, благодаря которым была обнаружена возможность искусственно изменять морфологические признаки растений, что дало основание К. А. Тимирязеву (1876, 1889) говорить о зарождении экспериментальной морфологии.

### Исследования Г. Клебса

В течение первых двух десятилетий XX в. ведущее место в физиологии развития растений принадлежало работам немецкого исследователя Г. Клебса. В своей первой книге «Условия развития у некоторых водо-

<sup>1</sup> К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 529.

рослей и грибов» (1896) он писал, что задача работы состоит в том, чтобы настолько изучить условия размножения водорослей, чтобы половой или бесполой способы их воспроизведения могли быть вызваны в любое время с полной уверенностью посредством только одних физиологических реакций, и на этой основе вместо голого описания внешних форм проникнуть во внутреннюю сущность их образования. В этой же книге Клебс привел экспериментальные данные, показывающие, что изменения условий внешней среды отражаются на переходе грибов и водорослей от одного способа размножения к другому. Оказалось возможным изменять циклы развития растений.

Оценивая работу Клебса, В. Пфёффер (1901) высказал сомнение в том, чтобы такого рода приемы управления развитием можно было применить к высшим растениям, поскольку процессы развития у них подчинены саморегуляции. В ответ на это Клебс в 1905 г. провел опыты с цветковыми растениями и во многих случаях добился у них изменения порядка образования вегетативных и генеративных органов. Однако эти изменения были единичными и не нарушали последовательности основных стадий развития.

Клебс сформулировал, кроме того, ряд теоретически важных положений. Он установил, в частности, что в онтогенезе растений имеет место взаимодействие между специфической структурой самого организма и условиями внешней среды, дал удачные определения понятиям роста и развития, высказал идею о стадийности развития низших организмов, а в более поздних работах (1910, 1918) распространил ее и на высшие растения.

В серии специальных работ Клебс, с одной стороны, стремился выяснить зависимость хода развития растений от условий внешней среды (в частности, тропических видов, растущих в условиях круглогодичного лета), а с другой, пытался вскрыть существо тех внутренних процессов, которые, изменяясь под влиянием факторов внешней среды, определяют формообразование. В результате этих исследований Клебс создал в 1917 г. теорию, согласно которой переход растений к цветению определяется соотношением количеств углеродистых и азотистых веществ. Эта теория первоначально была поддержана Е. Краусом и Г. Крайбиллом, но позднее подверглась серьезной критике со стороны Х. Ноделя и М. Х. Чайлхяна.

В Крунианской лекции, прочитанной 26 мая 1910 г., Клебс сообщил об опыте искусственного получения мутаций под воздействием внешних факторов и закончил выступление следующими словами: «В настоящее время есть много оснований надеяться, что человек будет успешно создавать новые расы растений, искусственно применяя экспериментальные методы. Кроме того, надежда управлять природой в этом отношении есть именно то, что постоянно возбуждает натуралиста и дает ему силу и храбрость к стремлению вперед, несмотря на многочисленные неудачи и разочарования»<sup>1</sup>.

Развивая представление о развитии как последовательном ряде формообразовательных процессов, Клебс сосредоточил основное внимание на одной стороне явления — зависимости морфогенеза от внешних условий, упустив из вида, что возникновение измененной формы, в свою очередь, оказывает влияние на дальнейшее развитие.

<sup>1</sup> Alteration in the development and forms of plants and results of environment.— Proc. Royal Soc., Ser. B, 1910, v. 82, N 13599.



ГЕОРГ КЛЕБС  
(1857—1918)

### Изучение роли внешних факторов

Основным в исследованиях 20-х гг. было выявление значения для индивидуального развития факторов внешней среды, причем наибольшее внимание было сосредоточено на роли температуры и света.

Изучение температурной детерминации процессов развития началось с работы немецкого физиолога Г. Гасснера (1918), показавшего, что яровая и озимая формы ржи различаются тем, что первая колосится независимо от температуры в период проращивания, а вторая переходит к колошению лишь в том случае, если при проращении семян она подвергалась воздействию пониженных температур, являющегося обязательным условием вступления этой формы в стадию готовности к образованию цветков. Это наблюдение Гасснера было подтверждено Н. А. Максимовым и А. И. Поляковой (1925), В. Нильсоном-Лейснером (1927) и другими. Аналогичное влияние пониженных температур было обнаружено для сельдерея (Х. К. Томпсон, 1923; К. К. Старринг, 1924), сахарной свеклы (Д. А. Покк, 1924) и некоторых древесных пород (Ф. Ковилл, 1920). Работы указанных авторов позволили точно определить степень необходимого понижения температуры. В одновременно опубликованных работах И. М. Толмачева, Д. А. Долгушина и Т. Д. Лысенко (1929) были приведены данные, показавшие, что мерой температурного воздействия может быть число дней, в течение которого прорастающие семена или молодые проростки растений подвергаются пониженной температуре. Введение этого критерия открыло путь для сравнения степени озимости различных сортов. Такого рода температурную детерминацию Н. А. Максимов и М. А. Кроткина (1932) предложили называть «температурным последствием», а Т. Д. Лысенко (1932) — яровизацией. Последний термин получил широкое распространение.

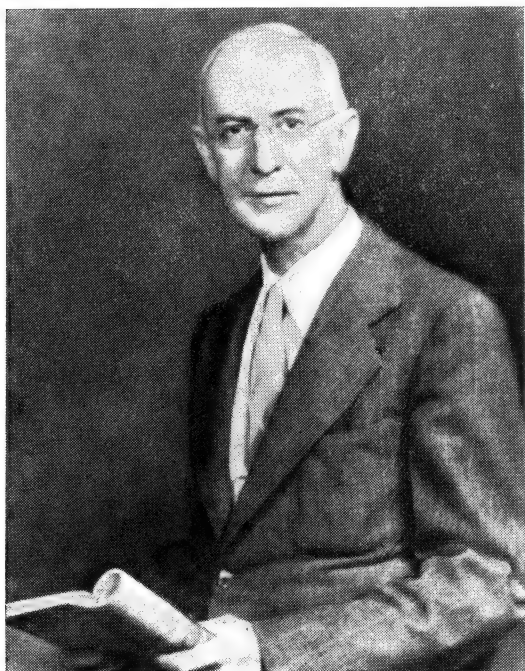
## Фотопериодизм

В 1920 г. В. В. Гарнер и Г. А. Аллард опубликовали работу, в которой обратили внимание на важное значение света, или фотопериодизма, в детерминации процесса развития. Они показали, что длина дня — специфически действующий фактор, определяющий во многих случаях переход от вегетативного к генеративному развитию. Были установлены три фотопериодических типа растений — длиннодневные, короткодневные и нейтральные. В работах Гарнера и Алларда и других исследователей было в общих чертах выяснено значение фотопериодизма, его распространение в природе и связь с различными сторонами жизнедеятельности растений. Продолжалось углубленное изучение и других явлений, относящихся к фотопериодизму. Было обнаружено фотопериодическое последствие, представляющее параллель с последствием, оказываемым на растения пониженными температурами; отмечена локализация восприятия фотопериодического стимула в определенных частях растений; установлена приуроченность растений короткого дня к тропическим, а длинного — к умеренным и холодным зонам, а также выяснено, что фотопериодическая реакция может быть фактором, ограничивающим широтное распространение растений. Наконец, было показано, что ведущая роль в фотопериодическом воздействии принадлежит реакциям, совершающимся в темновой части цикла (В. Н. Любимевко, 1923; В. И. Разумов, 1933).

Если в области изучения фотопериодизма в 20—30-е гг. накопилось чрезвычайно больше количество работ, то вопрос о роли в онтогенезе внутренней среды растений был в этот период разработан еще совершенно недостаточно. Заслуживает упоминания монография Г. Молиша (1928), собравшего обширный материал о продолжительности жизни растений, процессах их старения и омоложения, влиянии плодоношения на частичное или полное отмирание растений. В этот же период были опубликованы первые работы Н. П. Кренке, легшие в основу теории циклического старения и омоложения растений, а также труды И. В. Мичурина, содержащие его наблюдения о существовании в онтогенезе плодовых деревьев качественно различных этапов.

Таким образом, в течение 20-х — начале 30-х годов XX в. был выяснен характер влияния на развитие растений двух важнейших факторов среды — температуры и длины дня. Начала выясняться также роль внутренней среды растений. Накопленный в эти годы большой фактический материал ждал теоретического обобщения.

Одну из попыток теоретического обобщения фактов температурной и фотопериодической детерминации процессов развития предпринял Лысенко при разработке своей теории стадийного развития растений. Эта теория, сформировавшаяся в 1932—1936 гг., основывалась на издавна известных из практики фактах потребности озимых хлебных злаков и некоторых других растений в определенном воздействии низких температур для перехода к генеративному развитию, а также на наблюдениях, согласно которым многие виды растений переходят к плодоношению лишь после того, как получают определенную дозу фотопериодического воздействия. В соответствии с этими данными Лысенко предложил дифференцировать в жизни растений два этапа развития: первый этап был назван стадией яровизации, второй — световой стадией. Он сформулировал также такие положения, как разнокачественность и взаимная независимость роста и развития, необратимость стадийных изменений, зависимость прохождения каждой стадии от соответствующих комплексов факторов внешней среды и т. д.



**УАЙТЕМ УЭЛЛС ГАРНЕР**  
(1875—1941)

Критически оценивая теорию Лысенко, можно указать на следующие ее недостатки: ограниченность числа объектов, к которым она может быть применена, и охват ею лишь части онтогенеза; отрыв фаз от стадий и использование устаревших представлений о росте и развитии; неправильность понимания фотопериодизма; ошибочность утверждения о необратимости стадийных процессов; отсутствие достаточно четких биохимических и физиологических критериев, характеризующих стадии.

Одно из плодотворных направлений изучения роли внешних факторов в онтогенезе растений связано с выяснением экологического и эволюционного значения температурных и фотопериодических условий. И. М. Васильев (1939, 1940) показал, что явление температурной детерминации, называвшееся «стадией яровизации», можно рассматривать как приспособление к перезимовке. В свою очередь, В. М. Катунский (1940) рассматривал фотопериодическую реакцию как приспособительное свойство, регулирующее темпы развития растений и обеспечивающее их своевременное вступление в устойчивое состояние перед началом неблагоприятных сезонов года. В 1940 г. Д. А. Сабинин предложил новые определения роста и развития и ввел понятие о детерминации отдельных отрезков развития различными факторами. Работы Сабинина, Васильева и Катунского открыли путь для дальнейших исследований, подводящих в настоящее время к созданию эволюционной физиологии развития растений. А. К. Ефейкин (1957) выяснил роль меристемы в процессах развития растений, а Л. И. Сергеев (1966) исследовал онтогенез древесных пород.



ГАРРИ АРДЕЛ АЛЛАРД  
(1880—1963)

### Гормональная теория

К одному из направлений в исследовании физиологии развития, связанных со стремлением выяснить внутренний механизм явлений фотопериодизма, относится гормональная теория цветения, предложенная М. Х. Чайлахяном (1937). Отправным пунктом этой теории послужило установление того факта, что органом, воспринимающим фотопериодический стимул, является лист (Д. Е. Нотт, 1936; Б. С. Мошков, 1937; Г. М. Псарев, 1937; М. Х. Чайлахян, 1937).

Чайлахян выяснил закономерности передвижения фотопериодического стимула от листьев к точке роста и высказал предположение, что развитие цветков вызывается особым гормоном — флоригеном, побуждающим меристему точки роста к образованию генеративных органов. Гормональная теория цветения получила признание как в Советском Союзе, так и за рубежом. Вместе с тем, Н. Г. Холодный (1938) справедливо указывал, что эта теория ограничивается решением вопроса о регулировании процесса цветения и не может быть распространена на онтогенез растения в целом.

В последнее время гормональная теория обогатилась большим числом новых фактов и сделала существенный шаг к объяснению механизма цветения под фотопериодическим воздействием. Было выяснено, что этот процесс зависит, с одной стороны, от метаболитов, возникающих в результате сложных физиологических процессов фотосинтеза, дыхания, азотисто-углеводного обмена и окислительно-восстановительных реакций, а с другой — от гормонального регулирования целой серией физиологически активных веществ и, в первую очередь, ауксинов, гиббереллинов, кининов и т. д. Стало очевидным, что фотопериодическое регулирование цветения растений реализуется сочетанием трофических и гормональных



факторов (М. Х. Чайлахян, 1969). Впрочем, во всех теориях фотопериодизма (теория эндогенных ритмов Э. Бюннинга, фитохромная теория Н. А. Бортвика, С. Хендрикса и М. Паркера, концепции Чайлахяна о соотношении скоростей световых и темновых реакций, а также о двухфазности цветения растений и роли специфических веществ — антезинов) остается еще много гипотетического, требующего экспериментальной проверки.

### **Теория циклического развития**

Другое направление исследований связано с изучением внутренних факторов онтогенеза. Сюда относятся теория циклического старения и омоложения растения Кренке (1940) и взгляды Мичурина на жизненные фазы онтогенеза плодовых деревьев.

Согласно теории Кренке, каждый индивид проходит возрастные изменения, завершением которых является естественная смерть. Процесс старения периодически прерывается процессами частичного омоложения, которые, однако, не могут вернуть организм к исходному состоянию. Лишь новое растение, возникшее половым путем, обладает полным потенциалом жизнеспособности. Хотя быстрота процессов старения и омоложения зависит от условий среды, ее роль неизмеримо меньше роли внутренних факторов.

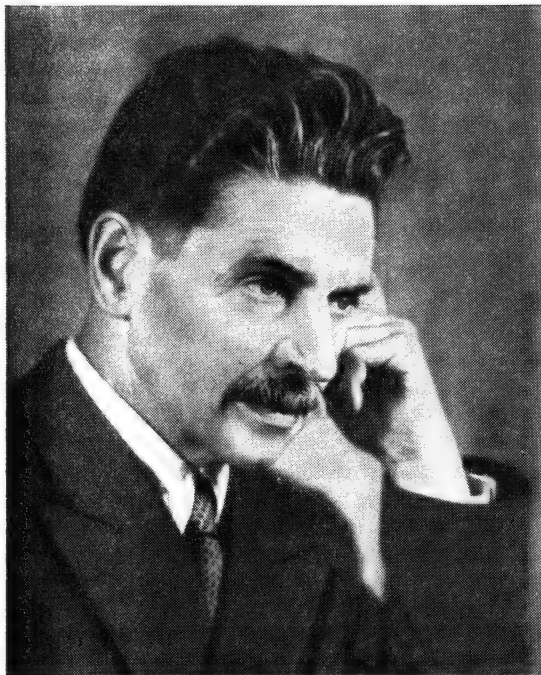
Дальнейшее развитие теория Кренке получила в работах его учеников Н. И. Дубровицкой, П. И. Гупало и некоторых зарубежных ученых (Е. Эшби и др.).

В 1969 г. Гупало опубликовал монографию «Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве», в которой показал ценность работ Кренке для современной физиологии развития растений. Обобщив литературные данные, а также результаты собственных исследований, он установил громадное значение возрастных изменений для познания закономерностей онтогенеза и их практического использования в сельскохозяйственном производстве.

Недостаток теории Кренке, представляющей в целом существенный вклад в теорию онтогенеза, состоит в том, что она игнорировала принцип стадийности онтогенеза и рассматривала жизнь как плавный процесс. Зато этот принцип получил отражение в работах Мичурина, согласно которому жизнь дерева состоит из качественно разнородных этапов: или, пользуясь термином Энгельса, «жизненных фаз» — эмбриональной, молодости, постепенного возмужания, взрослого состояния, старения. Каждая из них, составляя нормальное звено онтогенеза, характеризуется качественной специфичностью, своеобразными реакциями на условия среды и изменчивостью признаков и свойств растения как целого. Аналогичные возрастные периоды были установлены для многолетних трав Т. А. Работновым (1946), а в последнее время описываются и другими авторами (А. А. Уранов с учениками).

В. О. Казарян (1969) в противовес теории Кренке развил представление о том, что старение зависит от затухания функциональной корнелистовой корреляции. Несомненно, связи между корнями и надземными органами оказывают существенное влияние на возрастные изменения многих растений, но было бы неверным считать, что старение, представляющее собой широкое биологическое явление, свойственное и таким растениям, у которых вообще нет корней, определяется только ими.

В течение 30-х и первой половины 40-х годов развитию теории онтогенеза способствовало совершенствование методов исследования, получе-



ДМИТРИЙ АНАТОЛЬЕВИЧ  
САБИНИН  
(1889—1951)

ние новых фактов и их теоретическое обобщение. Однако каждое из этих обобщений охватывает лишь отдельные группы фактов и не может рассматриваться как основа целостной синтетической теории индивидуального развития растительного организма.

В период после второй мировой войны физиология развития растений сделала существенный шаг вперед. Теория стадийности, явно отставшая от развития науки, уже не удовлетворяла исследователей, работающих над созданием теории онтогенеза. Одной из интересных попыток в этом направлении является гипотеза постоянного соотношения между развитием растений и климатом, высказанная В. Юнгесом (1958). Юнгес полагает, что потребности растений в факторах внешней среды изменяются постепенно и отражают смену климатических сезонов родины данного вида. Гипотеза Юнгеса, представляющая несомненный интерес, не дает, однако, четкого разграничения таких потребностей растений, которые могут быть удовлетворены только при узкой амплитуде колебаний фактора (например, низкие температуры, необходимые для яровизации озимых), от таких, которые удовлетворяются при более широкой их амплитуде (например, температура, нужная для первоначального развития яровых). Первые могут стать преградой для продолжения онтогенеза, а вторые лишь в той или иной степени изменяют его скорость.

### Морфогенез

Большое число работ, ставивших целью создание теории индивидуального развития растений, было посвящено изучению процессов морфогенеза. Суммируя имеющийся материал, В. В. Скрипчинский (1947) пришел к выводу, что «онтогенез растения представляет собой последовательную цепь структур, причем каждая структура возникает в результате биохимических процессов».



**НИКОЛАЙ ПЕТРОВИЧ  
КРЕНКЕ**  
(1892—1939)

мических процессов и является предпосылкой для новых таких же процессов»<sup>1</sup>.

Работы И. Г. Серебрякова (1952) открыли серию исследований морфогенеза растений в нашей стране. Ф. М. Куперман (1953, 1959) приняла попытку составить общее представление об органогенезе злаков.

Морфогенетические исследования привели В. В. Скрипчинского (1959) к построению общей схемы процессов онтогенеза покрытосеменных растений, связанных с воспроизведением новой особи. Схема включает следующий ряд морфоструктур: зародыш (или проэмбрио), кормус, спорангии, споры, гаметы. Поскольку онтогенез состоит по меньшей мере из двух качественно различных процессов, один из которых характеризует собственную жизнь индивида, а другой — воспроизведение новой особи, то, естественно, возникла задача сначала установить их четкое разграничение, а затем выяснить их внутренние связи. Есть основания полагать, что решение именно этой задачи позволит заложить одно из оснований общей теории онтогенеза.

### **Ритмы и корреляции в процессах развития**

Работы Э. Бюннинга (1961), И. И. Гунара и других показали, что растениям присущи внутренние ритмы некоторых жизненных процессов. Сам Бюннинг недостаточно проанализировал способы возникновения таких ритмов. Установленные им факты, что ритмичные процессы повторяют ритмику предшествовавшей смены факторов среды, а при помещении

<sup>1</sup> В. В. Скрипчинский. Форма и развитие растений.— Успехи соврем. биол., 1947, т. 2, № 6, 413.



**ИВАН ВЛАДИМИРОВИЧ  
МИЧУРИН**  
(1855—1935)

растения в константные условия более или менее быстро затухают, показывают, что они первоначально возникают в онтогенезе под воздействием внешних факторов, а затем закрепляются (см. также главу 5). К такого же рода внутренним факторам развития, первоначально возникшим под воздействием силы тяжести, относится полярность.

Другая категория внутренних процессов, определяющих онтогенез, выражается в корреляциях между органами растения.

В настоящее время установлено, что многие процессы развития определяются уже на молекулярном уровне. В этом случае зависимость внутренней среды от факторов внешней среды оказывается еще более далекой. В. В. Скрипчинский (1966) наметил три типа связей развивающегося организма с внешней средой; параллельное течение жизненных процессов и определяющих их изменений внешней среды (по Юнгесу); ускорение или замедление, детерминация или снятие процессов развития под воздействием специфических факторов среды; временная физическая или физиологическая изоляция растения от внешней среды и прохождение отдельных этапов онтогенеза эндогенным путем. Признание важной роли внутренних процессов в определении хода онтогенеза независимо от условий среды не отрицает того, что эти процессы сформировались в филогенезе в результате естественного отбора под влиянием среды.

Изучение пшениц-двуручек выявило одну из интереснейших приспособительных реакций фотопериодизма. Новые факторы приспособительной реакции на длину дня были получены В. Юнгесом (1958, 1962), В. Н. Ворошиловым (1960), Н. Н. Константиновым (1965) и другими исследователями. Экспериментально было показано наличие других механизмов регулирования естественной ритмики процессов роста и развития растений, имеющих приспособительное значение. Появился ряд работ, посвященных эволюции фотопериодизма (В. Н. Любименко, 1935;

Ф. Ф. Мацков, 1939; М. Х. Чайлахян, 1969; В. В. Скрипчинский, 1970). Сделаны первые попытки наметить ход эволюции циклов онтогенеза как у высших, так и у низших растений. Дальнейший прогресс эволюционной физиологии развития должен привести к созданию общей теории онтогенеза, охватывающей не только покрытосеменные, но и остальные типы растений.

\* \* \*

За истекший более чем 150-летний период теория развития растений прошла огромный путь. Если в первой половине XIX в. оформились представления о растительном индивидууме, во второй половине начал накапливаться материал, характеризующий внешнюю сторону циклов его развития, то в первой половине XX в. была выяснена зависимость отдельных звеньев этого цикла от условий среды и начато выяснение внутренних причин развития.

Было установлено, что онтогенез растения — это совокупность сложных процессов, включающих как собственную жизнь индивида от его рождения до смерти, так и воспроизведение новых индивидуумов. Стало ясно также, что эти различные, качественно несводимые друг к другу, но тесно связанные между собой процессы, проходящие через ряд различных стадий или этапов, характеризуются специфическим обменом веществ, образованием разных внутренних и внешних морфоструктур и особыми связями с условиями внешней среды.

Не вызывает сомнения, что изучение онтогенеза самого по себе вне связи с предшествующим филогенезом не может обеспечить познания всех закономерностей, лежащих в его основе. Вместе с тем создание законченной теории онтогенеза растений и нахождение путей управления им, кроме исторического подхода, в немалой степени зависит от использования достижений всего комплекса современных биологических наук, а также физики, математики и кибернетики.

## Часть III. ИЗУЧЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ

### Глава 17. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ

Сложный и глубоко противоречивый путь развития эволюционной теории в первой половине XX в. может быть подразделен на три периода.

Первый период, начавшийся с переоткрытия законов Менделя (1900), продолжался более двух десятилетий. Это было время кризиса эволюционного учения, столкновения новых данных, методов и обобщений генетики не только с доктринами ламаркизма, но и с основными принципами дарвинизма.

Изучение отдельных факторов эволюции, до этого времени входившее в компетенцию эволюционной теории, теперь стало предметом новых отраслей биологии — генетики, экологии, биоценологии, экспериментальной микросистематики и т. п. В связи с этим встал вопрос о предмете эволюционного учения как особой науки. Проявлением кризисного состояния эволюционной теории было возникновение таких новых форм антидарвинизма, как генетический антидарвинизм, а также широкое распространение его старых форм.

Однако в этот период продолжалось накопление данных не только об отдельных факторах эволюции, но и об основном интегральном законе эволюции — естественном отборе.

Второй период охватывает 20—30-е годы. Он характеризуется преодолением генетического антидарвинизма и созданием ряда новых направлений генетики и экологии, подготовивших научные основы синтеза этих отраслей биологии с дарвинизмом, основанного на учении о популяциях и естественном отборе. Этими новыми направлениями стали экспериментальная систематика (микросистематика), генэкология и геногеография, исследование «малых» мутаций, экспериментальные и математические методы исследования борьбы за существование и естественного отбора и, наконец, генетика популяций, эволюционная цитогенетика, учение об отдаленной гибридизации и полиплоидии. Вместе с тем 20—30-е годы отмечены рецидивами механоламаркизма, мутационизма и некоторых других концепций, отрицавших творческую роль отбора и считавших решающими для эволюции наследственные изменения отдельных организмов или наследование приобретенных признаков.

Главной чертой третьего периода развития эволюционной теории, начавшегося с конца 30-х — начала 40-х годов, является формирование и развитие концепции, чаще всего именуемой «синтетической теорией эволюции». Для ее создания были использованы данные генетики популяций и феногенетики, а также экологии и биоценологии, микросистематики, биогеографии, эволюционной морфологии, эмбриологии, палеонтологии и некоторых других наук, сцементированные углубленной разработкой учения о естественном отборе. Синтетическая теория эволюции выдвинула представление о популяции как элементарной единице эволюционного процесса. В этом отношении она отличается от всех предшествующих теорий эволюции, признававших элементарной единицей эволюции особь, индивид.

Шмальгаузен справедливо именовал эту теорию современным дарвинизмом<sup>1</sup>; Дж. Хаксли назвал ее неodarвинизмом<sup>2</sup>, что явно неудачно, так как новый синтез в дарвинизме не идентичен старой теории А. Вейсмана. Надо признать, что название «синтетическая теория эволюции» громоздко и не вполне удачно. Эту теорию нельзя противопоставлять учению Ч. Дарвина, которое само было синтезом основных биологических наук. Однако это самое распространенное название и лучшее из всех предложенных. Развитие синтетической теории эволюции продолжается и в наши дни.

### Значение менделизма для теории эволюции

На границе XIX и XX вв. некоторым биологам было уже ясно, что «объяснение эволюции видов возможно только путем удовлетворительного решения проблемы наследственности...»<sup>3</sup> Экспериментальная генетика совершила подлинную революцию в изучении наследственности и изменчивости и оказала сильное влияние на теорию эволюции. На смену спекулятивным теориям наследственности пришли доказательства корпускулярной природы наследственности, обоснование понятия о гене, о хромосоме как носителе вещества наследственности, о кроссинговере и линейном расхождении генов, о летальных генах. Не меньшее значение имели также установление принципа чистоты гамет, законов доминирования, расщепления и сцепления признаков, доказательства существования мутационного процесса и обнаружение чрезвычайной сложности генетической структуры видов, а также разработка методов гибридологического анализа.

Данные экспериментальной генетики опровергли идею наследования приобретенных признаков, разрушив главные устои механоламаркистской доктрины эволюции. Дарвинизм, т. е. теория эволюции посредством естественного отбора, основывался на неопределенной изменчивости и требовал признания корпускулярности материальных основ наследственности; следовательно, менделизм не только не противоречил дарвинизму, но явился одной из его необходимых основ. Менделизм устранил одно из самых основных затруднений теории накапливающего действия отбора, связанное с гипотезой «заблачивающего» (swamping) эффекта скрещивания, который, как считали, нивелирует действие отбора. Согласно корпускулярной теории наследственности, изменения, возникающие даже у

<sup>1</sup> И. И. Шмальгаузен. Проблемы дарвинизма. М., Изд-во АН СССР, 1946, стр. 7, 10.

<sup>2</sup> J. Huxley. Evolution. The Modern Synthesis, 7 ed. L., 1963, p. IX.

<sup>3</sup> В. И. Талиев. Биологические идеи второй половины 19-го века.— В кн. «Деятельный век». СПб., 1900, стр. 278.



единичных экземпляров, без всякого ослабления воспроизводятся у потомков.

Казалось бы, «дарвинизм, поскольку естественный отбор и борьба за существование являются его характернейшими чертами, получил в лице менделизма совершенно неожиданного и мощного союзника»<sup>1</sup>. Однако взаимоотношение дарвинизма с менделизмом началось с острого столкновения.

### Коллизия между менделизмом и дарвинизмом

Столкновение менделизма с дарвинизмом было обусловлено несколькими причинами.

В начале века генетика формировалась как самостоятельная наука. Утвердившиеся в ней экспериментальные методы противопоставлялись «спекуляциям в области эволюционного учения» (В. Иогансен, 1903). «Мы не нуждаемся более в общих идеях об эволюции», — писал в 1914 г. У. Бэтсон. Эти установки привели к своеобразному эмпирическому скептицизму в подходе к эволюционной проблематике. Вероятно, главной причиной, вызвавшей противопоставление генетики дарвинизму в первой четверти XX в., было то, что основной экспериментальный материал генетики истолковывался на основе допущения неизменности наследственной субстанции, почему этот период развития генетики справедливо именовать метафизическим.

В самом деле, экспериментальное разложение гетерозигот на гомозиготные, далее не расщепляющиеся линии, а также отрицательные результаты, полученные при первых попытках вызвать наследственные нарушения изменением условий существования, привели к ошибочному выводу о неизменности таких линий, а отождествление стойких рас (жорданонов, *microspecies*) с видами вызвало рецидив идеи постоянства видов и даже креационизма. Данные гибридологического анализа, свидетельствовавшие о высокой устойчивости гена, породили концепцию его неизменности и независимости от влияний внешней среды. Неизменными признавались отношения доминирования — рецессивности. Способность зародышевой плазмы к изменению признавалась только в форме редких, резких и самопроизвольных скачков, приравнивавшихся к образованию нового вида.

Совокупность эволюционных представлений, основанных на использовании данных генетики, и направленных против дарвинизма, правильнее всего именовать генетическим антидарвинизмом. В нем можно выделить три направления — мутационизм, гибридогенез и преадаптационизм. Мутационизм придавал главное значение крупным мутациям и ошибочно считал «видообразовательную изменчивость» единственной причиной эволюции. Гибридогенез сводил эволюцию к рекомбинации неизменных генов (комбинативная изменчивость), признавая за отбором лишь скромную роль браковщика неудачных комбинаций. Наконец, преадаптационизм, отмечая случаи возникновения адаптаций в результате однократного мутирования, неправильно отождествлял исторический процесс развития приспособлений с возникновением мутаций и отвергал творческую роль естественного отбора.

Существенным поводом столкновения менделизма с дарвинизмом послужили результаты опытов В. Иогансена (1903) с отбором фасоли на

<sup>1</sup> С. С. Четвериков (1926). О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — В кн. «Классики советской генетики». М., «Наука», 1968, стр. 156.

вес и размеры семян в течение 6—7 поколений в смешанных популяциях и в чистых линиях. Если отбор проводился в потомстве, полученном при самоопылении, то ни в одной линии не происходило сдвига показателей в направлении отбора. Данные этих тщательно проведенных опытов, казалось, свидетельствовали против основы дарвинизма — принципа накапливающей роли отбора. Механизм отбора сводится, по мнению Иоганнсена, только к выделению биотипов из популяции, т. е. отдельных линий из их смеси. В итоге он пришел к выводу, что генетика свидетельствует против дарвиновской теории отбора и писал, что ни один положительный факт не говорит за то, что отбор все же способен сместить тип линии<sup>1</sup>.

Что могла противопоставить теория отбора результатам опытов Иоганнсена? Только изучение процесса мутирования в природных условиях. Вскоре ему и было положено начало. Э. Баур (1924) обнаружил у львиного зева и некоторых других растений много «малых мутаций», которые вслед за этим были найдены и у животных объектов (в том числе у дрозофилы). Поэтому позднее Иоганнсен пересмотрел свое представление о бессилии отбора, признав, что материалом для него могут служить мутации, которые «встречаются гораздо чаще, чем это представлялось ранее»<sup>2</sup>.

В этой сложной обстановке, сложившейся в начале XX в., крупнейшие дарвинисты по-разному отнеслись к менделизму. А. Уоллес протестовал против «чудовищных претензий» менделистов и против распространяющегося мнения, будто менделизм «заменяет собой теорию Дарвина»<sup>3</sup>. К. А. Тимирязев утверждал, что менделизм служит опорой дарвинизму, устраняя одно из самых важных возражений, когда-либо выдвинутых против него, — нивелирующую роль скрещиваний. Однако, считая законы расщепления и доминирования частными явлениями, он недооценивал общее значение менделизма. Тимирязев отделял «менделизм» как направление в генетике от «мендельянства» как совокупности антидарвинистских взглядов ранних генетиков, против которого вел борьбу<sup>4</sup>.

### Генетический антидарвинизм

Примером абсолютизации одного из факторов эволюции может служить мутационизм. Изучая изменчивость у ослинника (*Oenothera*) и наблюдая появление резко уклоняющихся форм, Г. де Фриз (1901—1903) выдвинул теорию скачкообразного видообразования, происходящего независимо от влияния внешней среды (автогенетически). Роль отбора, в его представлении, свелась к устранению неудачных видов, т. е. к сокращению многообразия форм.

Другую форму генетического антидарвинизма представляет гипотеза преадаптации Л. Кено (1901—1914), Ч. Девенпорта (1903) и других, согласно которой приспособление возникает не в результате накапливающего действия отбора к данным условиям среды, а в результате единичной мутации, случайно оказавшейся полезной. Мутант потенциально уже приспособлен к будущей среде и, как полагал Девенпорт, главным актом эволюции является выбор мутантом подходящей среды.

<sup>1</sup> В. Иоганнсен (1903). О наследовании в популяционных и чистых линиях. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, стр. 70.

<sup>2</sup> W. Johannsen. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 3. Auf. Jena, 1926, S. 275.

<sup>3</sup> А. Уоллес. Дарвинизм. М., 1911, стр. 560.

<sup>4</sup> К. А. Тимирязев. Отбой мендельянцев (1913).— Соч., т. VII. М., Сельхозгиз, 1939, стр. 474.

Примером переоценки другого фактора эволюции — гибридации, могут служить взгляды И. Лотси. Работы по скрещиванию львиного зебра привели его к созданию теории «эволюции посредством гибридации» (1916), основанной на представлении о постоянстве генов. По Лотси, комбинативная изменчивость — единственная причина эволюции.

В течение длительного времени с английской школой дарвинистов-биометриков (К. Пирсон, В. Уэлдон) вел полемику У. Бэтсон, критикуя их не только за признание наследования приобретенных признаков, но и за защиту учения о естественном отборе. Бэтсон выдвинул автогенетическую гипотезу «присутствия — отсутствия», согласно которой усложнение организмов основано на утрате доминантных генов. Эволюция в целом, как полагал Бэтсон, есть «распаковка» изначального генокомплекса и его последовательное упрощение.

Эволюционные концепции генетиков того периода иногда неосновательно именуют неodarвинизмом. Это неверно, так как неodarвинизм исходил из идеи «всемогущества естественного отбора», а генетики отводили отбору лишь роль фактора, ответственного за элиминацию нежизнеспособных особей.

### Механоламаркизм

Кризисное состояние эволюционной теории усугублялось тем, что в первой четверти XX в. большой популярностью пользовался механоламаркизм. Одних биологов привлекала в нем мнимая возможность выяснить причины эволюции экспериментальным путем, других — идея о тесной зависимости эволюционного процесса от внешней среды или функциональных изменений.

Делались попытки экспериментально получить изменения, наблюдаемые в природе. Так, в опытах Э. Фишера (1901) и М. Штандфуса (1905) на бабочках действие необычной температуры изменяло фенотипические особенности окраски насекомых. Пытаясь подтвердить наследование травм, Л. Бларингем (1907) повреждал стебли растений, вызывая у них различные аномалии развития; в потомстве он наблюдал редкие случаи аномалий, которые наследовались. В опытах над колорадским жуком В. Тоуэр (1906—1918) воздействовал на куколок повышенной температурой; жуки из этих куколок обнаруживали изменение (посветление) окраски, но их потомство, при воспитании в обычных условиях, снова имело обычную окраску. Взрослые жуки при воздействии повышенной температурой в периоде созревания половых клеток фенотипически не изменялись, но давали потомство с измененной окраской. В этих опытах, следовательно, имело место не наследование приобретенных признаков, а возникновение температурных мутаций.

Активными приверженцами механоламаркизма были П. Каммерер, Г. Боннье, Г. Пржибрам, А. Пикте и другие. Они стремились доказать, что приобретенные признаки передаются по наследству и что эволюция идет путем прямого приспособления.

Некоторые механоламаркисты противопоставляли принцип прямого приспособления естественному отбору в качестве альтернативы, но многие пытались примирить эти принципы при помощи компромиссных концепций. Будучи антагонистичными по вопросу о наследовании приобретаемых признаков, механоламаркизм и генетический антидарвинизм, по существу, одинаково отрицательно относились к роли естественного отбора в эволюции, отвергая его накапливающую и интегрирующую роль.

Необходимо отметить, что к концу 20-х годов под влиянием новых данных и намечавшихся тенденций к сближению генетики с дарвинизмом некоторые биологи, стоявшие на позициях механоламаркизма, начали переходить на сторону дарвинизма (В. Л. Комаров, Ф. Сэмнер, Б. Ренш и другие).

### Другие формы антидарвинизма

На протяжении первой четверти нашего века известное развитие получили многие разновидности идеалистических теорий эволюции.

В 1907 г. А. Бергсон выступил с идеей «творческой эволюции», полагая движущим началом эволюционного процесса независимый от среды нематериальный «жизненный порыв». Д. Роза (1918) в качестве движущей силы эволюции выдвинул принцип внутреннего стремления наследственной основы организмов (идиоплазмы) к раздвоению. Отбор же только элиминирует то, что в силу внутренних особенностей уже с самого начала обречено на вымирание. Концепция Роза представляет собою одно из телеологических учений об эволюции. Ярким примером антидарвинизма явилась теория «ногогенеза» Л. С. Берга (1922), стержень этой теории — признание изначальной целесообразности всего живого. Роль случайности в эволюционном процессе Берг решительно отвергал, а естественный отбор считал консервативной силой, инструментом, охраняющим норму. Отрицательно относился он также к дарвиновским принципам постепенности видообразования, дивергенции и монофилии. Эволюция, по Бергу, в основном сводится к разворачиванию предсуществующих зачатков. Она предопределена и совершается крупными скачками на основе неизвестных внутренних сил, а факторы внешней среды играют второстепенную роль. Пытаясь обосновать свою теорию, Берг использовал ошибочный принцип о тождественности закономерностей онтогенеза и филогенеза.

Многие советские биологи подвергли теорию ногогенеза решительной критике. Была показана ее близость к витализму в понимании органической целесообразности<sup>1</sup>. Н. А. Иванцов заключил, что «то, что проповедует Л. С. Берг, — не ногогенез, а телеогенез, или развитие на основе конечных целей»<sup>2</sup>.

В 20-х — начале 30-х годов появились автогенетические гипотезы эволюции, в которых делались попытки сочетать старые, телеологические идеи с выводами генетики. Например, в гипотезе Г. Осборна (1931—1934) использовалось не только понятие «аристогенов» — вымышленных «генов прогресса», но и понятие внутреннего творческого принципа. Выдвигались и другие идеалистические концепции. Такова теория эмерджентной эволюции С. Александера (1927), К. Ллойда-Моргана (1927), Дж. Вуджера (1937) и других, основывавшаяся на ошибочной идее о полной разобщенности новообразований и исходных состояний. По концепции холизма, предложенной Я. Сметсом (1926), эволюция живого совершается под воздействием нематериального «фактора целостности».

<sup>1</sup> В. М. Шимкевич. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма. — В сб. «Теория ногогенеза». М., 1928.

<sup>2</sup> Н. А. Иванцов. Факторы эволюции. М. — Л., 1923, стр. 25.

## Дарвинисты в период кризиса

Хотя кризис дарвинизма был воспринят некоторыми историками биологии (Э. Радль, 1909; Э. Норденшельд, 1926) как его ликвидация, его по-прежнему защищали многие выдающиеся ученые. В начале кризисного периода продолжали работать такие крупнейшие дарвинисты, как А. Уоллес, А. Вейсман, И. И. Мечников, Э. Геккель, К. А. Тимирязев, М. А. Мензбир, Э. Рей Ланкастер. В 1922 г. вышла важнейшая работа К. А. Тимирязева в области эволюционной теории — «Исторический метод в биологии». В 1927 г. — труд М. А. Мензбира «За Дарвина». В защиту дарвинизма выступали и биологи нового поколения (Д. Скотт, Э. Гудрич и другие). В книге «Дарвинизм сегодня» американский биолог В. Келлог (1907) объективно оценил данные, свидетельствующие как в пользу, так и против дарвинизма. Подробнее этот вопрос освещен в книге К. М. Завадского «Развитие эволюционной теории после Дарвина» (1973).

## Исследования естественного отбора

В первые десятилетия XX в. продолжалось накопление данных, приведшее к перелому в конце 30-х — 40-х годов, когда позиции дарвинизма значительно окрепли. Начиная с 30-х годов особый размах получили экспериментальные исследования естественного отбора.

В 1904 г. А. Чеснола, привязывая зеленых и бурых богомолов (*Mantis religiosa*) к растениям, показал, что соответствие окрасок фона и насекомых значительно повышает шансы их выживания в процессе отбора. В 1909 г. была опубликована монография Н. В. Цингера «О засоряющих посевы льна видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождении», которая была признана классическим образцом изучения видообразования на основе естественного отбора. Различными методами, в том числе и экспериментально, Цингер показал, что процесс уподобления сорняков основной культуре может быть объяснен только многократным отбором многих мелких индивидуальных изменений, а не с позиций мутационного однократного скачка или механоламаркистской гипотезы прямого приспособления. В работах 1913 и 1928 гг. на примере погремка большого (*Alectorolophus major*) Цингер (Ленинская премия, 1928) показал, что адаптивная радиация у этого вида привела к обособлению нескольких рас. Анализируя эволюцию признаков (редукция крыловидных придатков, образование нераскрывающейся коробочки, совпадение сроков созревания со сроками созревания ржи), обеспечивающих переживание погремка в посевах ржи, Цингер заключил, что она могла совершаться только путем естественного отбора.

В опытах К. Суиннертона (1916—1919) выяснилось, что насекомоядные птицы являются фактором отбора насекомых по признаку предостерегающей окраски. Эти данные были подтверждены опытами Ф. Джонса-Мортона (1932).

Работой У. Гаррисона (1920) с пяденицей (*Oporabia autumnata*) было положено начало серии исследований, касающихся роли отбора в эволюции так называемого «индустриального меланизма» бабочек. Р. Фишер (1927) показал, что генетический полиморфизм у миметических насекомых не может поддерживаться без постоянного отбора, так как лучше защищенная группа имеет тенденцию увеличиваться в численности, чем одновременно снижается эффективность подражания. Позднее на этой модели была разработана также теория эволюции генетически полиморфных популяций, идущей на основе отбора.

В 20-х годах советским ученым принадлежала ведущая роль в разработке проблем борьбы за существование и естественного отбора. Начало было положено работами А. А. Сапегина (1922), Н. Н. Кулешова (1922) и В. Е. Писарева (1923) по изучению конкуренции между сортами пшеницы в сортосмесях.

В. Н. Сукачев и его сотрудники показали, что борьба за существование ведет к отбору наиболее способных к конкуренции форм. В 1926—1929 гг. под руководством В. Н. Сукачева В. Б. Сочава, Л. И. Успенская и Е. А. Смирнова исследовали борьбу за существование у ряда дикорастущих и сорных видов растений с широким применением методов биометрической обработки результатов. В 1927 г. вышла в свет классическая работа В. Н. Сукачева «К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного вида», выполненная на различных клонах одуванчика. В ней была доказана селективная ценность мелких наследственных индивидуальных различий, о которых писал Ч. Дарвин, а также установлено, что с изменением плотности популяций и условий конкуренции изменяется и направление отбора.

М. М. Беляев (1927) подтвердил данные Чеснолы о насекомоядных птицах как агентах естественного отбора насекомых. Количество богомоллов, уничтоженных птицами, было тем меньше, чем более их окраска соответствовала окраске фона. Именно отбор оказался причиной внутривидового полиморфизма богомоллов по окраске. Подобные опыты ставились многими исследователями.

Анализ комплексных защитных приспособлений (формы тела, окраски, поведения и пр.) вскоре стал одним из основных методов исследования эффективности естественного отбора. Наличие таких приспособлений свидетельствовало о том, что их эволюция не может быть объяснена ни прямым влиянием среды, ни упражнением или неупражнением органов, ни сведена к единичной мутации. Она могла быть понята только на основе признания сложных взаимоотношений хищников и их жертв, в которых первые играют роль браковщиков вторых. Блестящий анализ этих взаимоотношений дан в статье А. С. Серебровского «Опыт качественной характеристики эволюционного процесса» (1929). В 30—40-х годах Г. Котт установил особый класс «разбитых» окрасок животных и показал, что такие окраски развились под отбирающим давлением хищников. Возникло такое расположение окрашенных и белых (или разноцветных) участков тела, при котором животное становилось менее заметным на фоне местности. Много опытов было посвящено моделированию отдельных звеньев процесса отбора. Так, например, Г. Мюльманом (1934) изучалась способность птиц к восприятию различий между личинками насекомых по окраске и вкусу. В опытах Г. Мостлера (1935, 1937) была доказана эффективность подражания по окраске съедобных двукрылых насекомых осам, пчелам и шмелям. Десятками подобных работ было показано, что все типы окрасок — защитная (покровительственная), предостерегающая, лжепредостерегающая (в узком смысле слова мимикрия), расчленяющая и другие возникли, поддерживаются и совершенствуются путем отбора.

В течение десятилетий шел спор о причинах повышения устойчивости организмов к неблагоприятным факторам. До 30-х годов приводились данные как в пользу селективного механизма этого процесса, так и в пользу механоламаркистской идеи «привыкания» (прямого приспособления). Ныне на разнообразных объектах экспериментально показано, что стойкое повышение резистентности к действию любого фактора, приводящее к появлению новых популяций или рас, всегда основано на от-

боре мутантных форм. Впервые это было установлено в опытах Г. Квейла (1938) на примерах выживания тех мутантов щитовок, которые устойчивы к действию цианистого водорода. В ряде работ было получено значительное усиление ядоустойчивости, достигнутое не однократным отбором мутантов, а накоплением многих мутаций, эффект которых суммировался путем многократного отбора.

С 40-х годов стали накапливаться данные, свидетельствующие о том, что в адаптации бактерий и низших грибов играет роль не прямое приспособление, а отбор мутантов, например приспособленных к сбраживанию галактозы дрожжевых грибов (Ю. М. Оленов, 1940), устойчивых к бактериофагу и действию ультрафиолетовых лучей форм кишечной палочки (М. Дельбрюк и С. Луриа<sup>1</sup>, 1943). Безупречные доказательства селективного происхождения адаптаций микроорганизмов были получены после того, как Дж. Ледерберг (Нобелевская премия, 1959) разработал в 1951 г. методику, позволившую точно выделять из колонии мутанта.

В СССР исследования естественного отбора достигли расцвета в 30—40-е годы. Экспериментальное изучение межбиотипной борьбы за существование у растений продолжал В. Н. Сукачев (1935, 1941). На простейших и других объектах Г. Ф. Гаузе (1934—1939) выполнил классические исследования борьбы за существование. В серии работ 1934—1948 гг. М. М. Камшилов экспериментально исследовал значение для эволюции скорости отбора, соотношение отбора и доминантности, отбора и корреляции, отбора и усложнения организации. Н. П. Смараглова (1941) показала, что наследственные различия между географическими формами *Paramecium bursaria* создаются отбором мутантных линий и что отбор модификаций приводит к накоплению совпадающих с ними по проявлению мутантных форм. Прямые доказательства естественного отбора собрали и полевые экологи (С. С. Фолитарек, 1948).

Выяснилось, что наследственные сдвиги в популяции микроорганизмов могут быть вызваны селекцией. Путем отбора мутантных форм бактерии *Bacillus brevis* Г. Ф. Гаузе (1943) получил линию, из которой затем выделили грамицидин. По данным С. И. Алиханяна, отбором мутантных линий грибов — продуцентов антибиотиков в течение 6—12 лет удалось повысить их активность в 20—500 раз.

В 30—40-х годах Н. П. Дубинин (Ленинская премия, 1966) и сотрудники показали относительность селекционного значения некоторых признаков у дрозофилы. Так, рецессивная мутация *divergent* (изменение положения крыльев, ведущее к потере способности к полету), оказывается полезной в сильно продуваемых ветром местообитаниях.

На модельных популяциях кок-сагыз К. М. Завадский (1947) изучал действие отбора в условиях различных степеней перенаселения. Он показал, что даже при небольших изменениях начальной густоты насаждений направление отбора может резко изменяться.

В 1930—1931 гг. Н. П. Дубинин, Д. Д. Ромашов, С. Райт установили эволюционное значение случайных изменений концентрации генов в популяциях, возникающих в процессе колебания численности особей (генетический дрейф, или генетико-автоматические процессы, см. главу 13). Вопрос об относительном значении в эволюции этого явления и отбора обсуждается до сих пор.

Интенсивное экспериментальное изучение естественного отбора про-

<sup>1</sup> За работы по генетике бактерий и вирусов М. Дельбрюк и С. Луриа совместно с А. Херши были удостоены в 1969 г. Нобелевской премии.



должалось в 50-х годах. Много работ было посвящено, в частности, отбору на ядоустойчивость различных видов насекомых.

Важное значение имели исследования скорости (давления) естественного отбора и характеристика его новых форм. Ф. Добжанский, Дж. М. Смит, Э. Форд и другие (60-е годы) показали, что скорость отбора в природных и экспериментальных популяциях часто бывает значительно выше, чем предполагали раньше, в 30—40-х годах, при построении математических гипотез отбора (Р. Фишер, Дж. Холдейн и С. Райт).

При изучении роли естественного отбора в эволюции особенно важен вопрос о значении ненаследственной изменчивости и фенотипа. Ранее биологам приходилось выбирать между механоламаркистской доктриной прямого приспособления и утверждением мутационизма, что «...только наследственные признаки могут играть роль в процессе эволюции»<sup>1</sup>.казалось, что последние формулировка вполне отвечает действительности. В ней, однако, игнорировался тот факт, что наследуются не сами признаки, а норма реакции, что именно фенотип является объектом отбора и что эволюция протекает в форме адаптивного преобразования фенотипов. Только синтетическая теория эволюции показала, что нельзя отвергать значение для эволюции модификационной изменчивости. Начиная с середины 30-х годов советские биологи (В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин, М. М. Камшилов, И. И. Шмальгаузен) выступили против недооценки роли модификаций в эволюции и показали важную роль, которую играет в ней фенотипическая изменчивость. Ими были обсуждены возможные механизмы фиксирования модификаций посредством отбора.

С наибольшей полнотой эти идеи были разработаны в теории стабилизирующего отбора, обоснованной Шмальгаузеном в 1938—1946 гг. Суть концепции стабилизирующего отбора состоит в утверждении, что модификации, если они оказываются устойчиво адаптивными, постепенно замещаются мутантными формами, имеющими тот же фенотип. Этим путем, например, возникли наследственно фиксированные карликовые формы высокогорных и тундровых растений, распростертые формы куста у некоторых пастибных растений. Стабилизирующий отбор осуществляется на основе селекционного преимущества нормальной организации перед уклонением от нормы, особенно в колеблющихся условиях внешней среды. Согласно Шмальгаузену, он играет важную роль в прогрессивной эволюции, так как при его участии создаются новые морфогенетические корреляции, способствующие относительной автономизации индивидуального развития от факторов внешней среды. Шмальгаузен показал вместе с тем, что прогрессивная эволюция происходит на основе совместного действия ведущего и стабилизирующего отбора. К. Уоддингтон (1942) развил концепцию «генетической ассимиляции» признаков, основанную на принципе «канализации развития», т. е. идее, близкой к теории стабилизирующего отбора. Таким образом, современный эволюционизм освободился от недооценки роли фенотипа в эволюции и изучает механизмы его стабилизации на основе отбора.

Гипотезы эти расцениваются по-разному. Одни отвергают их и объясняют явление фиксации адаптивных модификантов прямым отбором генотипов с узкой нормой реакции<sup>2</sup>, другие, напротив, считают, что ги-

<sup>1</sup> Т. Морган. Развитие генетики.— Природа, 1933, № 3—4, 159.

<sup>2</sup> Н. П. Дубинин. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат, 1966, стр. 369—393; М. М. Камшилов. Роль фенотипа в эволюции.— Генетика, 1967, № 12, 111—112.

потеза стабилизирующего отбора (генетической ассимиляции) — «единственно действительно новое открытие, сделанное в эволюционной теории за последнее 20-летие»<sup>1</sup>.

Общая характеристика естественного отбора была дополнена Шмальгаузен и Добжанским. Добжанский (1937 и позднее) показал, что сущность отбора состоит в дифференциальном воспроизведении потомства. Отбор — не что иное, как избирательная плодовитость, избирательная передача генов новым поколениям. Вместе с тем Добжанский принимает и дарвиновское определение отбора как избирательное выживание организмов, считая, что оба эти толкования не исключают, а дополняют друг друга: чтобы дать потомство, организм должен выжить, а чтобы выжить в ряду поколений, он должен дать потомство. И. И. Шмальгаузен (1939) показал, что отбор в природе осуществляется путем уничтожения менее приспособленных, а не через выбор лучших особей, и что поэтому отпадает старое возражение дарвинизму, основанное на доводе о недостаточной селективной ценности мелких наследственных изменений.

Создатели синтетической теории эволюции глубже обосновали и подробно определили понятия о преобразующей (накапливающей и интегрирующей) и поддерживающей формах естественного отбора. Были полнее охарактеризованы условия и факторы, вызывающие отбор, не сопровождающийся адаптивной радиацией потомков (ортоселекция). Изучение этой формы отбора устранило возражения сторонников ортогенеза. Было обосновано важное понятие о внутривидовом отборе. Шмальгаузен предложил различать внутригрупповое, межсемейное и межгрупповое соревнование, общую, индивидуальную, семейную и групповую элиминации. Он много сделал для обоснования представлений о творческой функции естественного отбора, о групповом отборе и особенно о двух главных формах отбора — движущей и стабилизирующей. В конце 50-х — начале 60-х годов Шмальгаузен поставил вопрос об истолковании преобразующей, контролирующей и регулирующих функций отбора в понятиях кибернетики.

Дж. Холдейн (1959) назвал движущую форму отбора динамической или преобразующей, а стабилизирующую — нормализующей или центристической. Центробежный отбор ведет, по Холдейну, к разделению популяций на генетически различающиеся дочерние. В процессе уравнивающего отбора формируется сбалансированный полиморфизм в популяции и гетерозис. Стабилизирующий отбор идет в сторону расширения нормы реакции и увеличивает онтогенетическую пластичность (приспособляемость).

В последнее время началось изучение такой важнейшей формы отбора, как групповой отбор, возникающий в тех случаях, когда элиминируются хуже организованные группы. Его действием объясняется целесообразность на надиндивидуальном уровне. Стали известны и многие другие формы естественного отбора. Так, Г. Люис (1962) показал, что длительная засуха в пустынях Невады (США) может вызвать катастрофическую гибель растений рода *Clarkia*, когда выживают лишь единичные особи; но и эта форма отбора может вести к видообразованию. К. Мазер (1955), Дж. Тудей (1959–1962), Дж. М. Смит (1962) проанализировали особенности «разрывающего» действия отбора, ведущего к образованию изолированных форм и к симпатрическому видообразованию.

<sup>1</sup> C. H. Waddington. The principle of archetypes in evolution.— Wistar Symposium monogr., 1967, N 5, 113.

## Изучение мутационной изменчивости и дарвинизм

Некоторые данные в области наследственной изменчивости, полученные в течение 20-х, а отчасти и 30-х годов, казалось, служили не подкреплением, а скорее препятствием для принятия теории эволюции путем естественного отбора. Редкость и спонтанность возникновения мутаций, вредящий (дезорганизующий или даже летальный) эффект многих из них, а также факты, свидетельствующие о рецессивности мутантов по отношению к «дикому» типу, приводили к заключению, что мутационный процесс не может служить материалом для эволюции путем естественного отбора. Бэтсон (1922) и Иоганнсен (1922, 1926) утверждали, что при изучении мутаций обнаруживаются лишь хромосомные аномалии, ничего не говорящие о причинах образования адаптаций и новых видов и, следовательно, ничего не дающие для познания эволюции в природе. Многие генетики, даже такие выдающиеся, как Т. Г. Морган (1926; Нобелевская премия, 1933), продолжали отстаивать доктрину мутационизма. Правда, Морган обсуждал также доводы и в пользу эффективности отбора, но приходил к выводу, что «вопрос о роли отбора в эволюции... все еще остается открытым»<sup>1</sup> и что хотя мутационные перестройки и «отвечают требованиям теории Дарвина, по которой изменения должны быть случайными и наследственными»<sup>2</sup>, «даже без естественного отбора эволюция могла бы иметь место», так как новое создается только мутациями, а «естественный отбор не играет созидательной роли в эволюции»<sup>3</sup>.

Осуществлению союза генетики с дарвинизмом способствовали исследования многих ученых. Среди них следует упомянуть работы Э. Баура по генетике львиного зева, у которого он открыл новый класс «малых мутаций», ранее не регистрировавшихся ввиду слабого фенотипического проявления. Баур (1924, 1930) пришел к выводу, что достаточная частота малых мутаций и их проявление вполне отвечают требованиям неопределенной изменчивости в понимании Дарвина, и что видообразование — это процесс, основанный на накоплении естественным отбором малых мутаций.

Решающий шаг к сближению генетики с дарвинизмом был сделан работами С. С. Четверикова. Его работа «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) должна быть отнесена к основополагающим как для генетики популяций, так и для теории эволюции (см. также главу 13). Четвериков показал, что природные популяции дрозофилы насыщены разнообразными рецессивными мутациями и с помощью отбора включают в свой состав все новые и новые мутации. Это открытие позволило снять одно из существенных возражений дарвинизму — тезис о нехватке материала для работы отбора. Оказалось, что отбор имеет дело не только с вновь возникающими мутациями, но прежде всего с огромным фондом мутаций, издавна накопленных в популяции. Встал вопрос о причинах эволюции мутаций в сторону все более выраженной рецессивности и об условиях, при которых они вновь становятся доступными отбору. Важную роль сыграло открытие факта значительного усиления интенсивности мутационного процесса рентгеновыми лучами (Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов,

<sup>1</sup> Т. Г. Морган. Теория эволюции в современном освещении. М.—Л., 1926, стр. 99.

<sup>2</sup> Т. Г. Морган. Экспериментальные основы эволюции. М.—Л., 1936, стр. 89.

<sup>3</sup> Там же, стр. 106.

1925; Г. Мёллер<sup>1</sup>, 1927). Это открытие вместе с разработкой в 30—40-х годах основ химического мутагенеза (В. В. Сахаров, 1932; И. А. Рапопорт, 1943 и позднее) показало изменяемость наследственных факторов под влиянием внешних агентов.

В 20-х — начале 30-х годов широкое развитие получили эволюционно-цитогенетические исследования. Г. А. Левитский с сотр. (1910—1932) осуществили серию исследований по изучению цитологических основ эволюции, морфологии хромосом и выявлению роли цитологического метода в селекции<sup>2</sup>. Методами сравнительной кариологии интенсивно изучалась роль полиплоидии в эволюции растений (Г. Такхольм, О. Хагеруп и другие). На разнообразных объектах было установлено важное эволюционное значение различных хромосомных перестроек (А. Блейкли, Н. П. Дубинин, Ф. Добжанский, М. С. Навашин, и другие). Г. Мёллер, М. Демерец и другие показали, что мелкие (генные) мутации у дрозофилы, стимулированные рентгеновыми лучами, представляют собой очень маленькие инверсии или «нехватки». Существенные факты, свидетельствовавшие в пользу дарвиновского понимания отношения между наследственной изменчивостью и отбором, были приведены в 20—30-е годы в исследованиях Н. И. Вавилова (Ленинская премия, 1926) и его школы, а также Дж. Клаузена с сотрудниками (США). На многих видах культурных и дикорастущих растений было показано, что генетическое разнообразие форм и генотипов в пределах любого вида столь велико, что его возникновение и существование можно лучше всего объяснить взаимодействием мутационного процесса и отбора.

Эти успехи, ведущие к сближению генетики с дарвинизмом, не могли еще уничтожить всех сомнений. Так, М. Кольри (1931) продолжал утверждать, что ни естественный отбор не может быть главным фактором эволюции, ни генетический мутационизм не является полноценным учением об эволюции. В итоге он призывал учитывать ламаркистский фактор — эволюционное значение «унаследования модификаций». Дж. Холдейн (1932) сделал вывод, что даже при 150-кратном увеличении частоты мутирования отрицательный отбор делал бы любую из мутаций очень редкой и что поэтому мутагенез и отбор — недостаточные причины для объяснения видообразования. Он считал, что подобное заключение должно оставаться в силе до тех пор, пока не будет доказано, что в природе существует гораздо более высокий темп мутирования.

Для изучения видообразования большое значение имело экспериментальное получение гибридов растений посредством отдаленной гибридизации. Начало экспериментальному изучению отдаленной гибридизации было положено еще работами И. В. Мичурина в 900-х годах, однако только после работ Г. Д. Карпеченко (1927) по гибриднему синтезу новой видовой формы *Raphanobrassica* стали ясны причины образования нерасщепляющихся гибридов — амфидиплоидов, объединяющих наборы хромосом обоих родительских форм. Вскоре тем же методом, каким воспользовался Карпеченко, были получены амфидиплоиды, близкие к видам, существующим в природе (А. Мюнтцинг, 1930; С. Хаскинс, 1931; и др.). Значение этого направления уже в то время было расценено как «триумф цитогенетического метода в изучении вопросов эволюции»<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> За это открытие, а также изучение сцепления и кроссинговера Г. Мёллер был удостоен в 1946 г. Нобелевской премии.

<sup>2</sup> Г. А. Левитский. Морфология хромосом. — В сб. «Классики советской генетики». М., «Наука», 1968, стр. 171. Цитологический метод в селекции. Там же, стр. 227.

<sup>3</sup> Г. А. Левитский. Цитологические основы эволюции. — Природа, 1939, № 5, 36.

## Математические методы в эволюционной теории

Большую роль в создании основ современной теории эволюции сыграла начавшаяся в 20-е годы разработка математических моделей борьбы за существование и естественного отбора (В. Вольтерра, А. Лотка, Р. Перл). В итоговой работе В. Вольтерра (1926) предложил систему дифференциальных уравнений, при помощи которых можно описать процессы борьбы за существование и естественного отбора<sup>1</sup>. Разрабатывая математическую теорию естественного отбора, Холдейн<sup>2</sup> предложил понятия коэффициента селекции, скорости отбора и другие. Он показал, в частности, что интенсивная конкуренция не всегда ведет к интенсивной элиминации.

В 1928 г. Р. Фишер выступил с математической гипотезой эволюции доминантности, утверждая, что полная доминантность или рецессивность гена есть результат отбора. Надо отметить, что экспериментальные данные об изменчивости доминантности были получены впервые И. В. Мичуриным еще в 1908—1917 гг. В начале 30-х годов между Р. Фишером, Дж. Холдейном и С. Райтом возникла дискуссия в связи с разными толкованиями условий и механизма эволюции доминантности. В итоге было установлено, что степень фенотипического проявления мутантного аллеля — это один из важных приспособительных признаков, находящихся под контролем отбора. Доминантность стала рассматриваться как важный адаптивный признак.

В 30—40-х годах С. Райт и А. А. Малиновский математически показали, что эволюция путем естественного отбора идет успешнее в случае попеременного частичного соединения и разъединения небольших популяций. Это было подтверждено А. Н. Колмогоровым (1935; Ленинская премия, 1965), которому удалось даже выявить наилучшую степень связи между отдельными популяциями.

Но правильность математических дедукций нуждалась в проверке. По пути объединения экспериментов с математическим моделированием процессов борьбы за существование и отбора пошел Г. Ф. Гаузе. В серии работ 1934—1939 гг. с различными видами инфузорий ему удалось не только проверить расчеты Вольтерры, но и сделать обобщение, вошедшее в современную литературу в качестве «закона Гаузе». Этот закон устанавливает условия конкуренции между двумя видами, занимающими сходное место в биогеоценозе, при которых обязательно вытеснение одного из них. С. А. Северцов в работах 1936—1941 гг. комбинировал полевые работы по изучению динамики численности и причин элиминации популяций у ряда видов птиц и млекопитающих с математическими исследованиями процессов борьбы за существование и отбора. Важное значение имело выявление им общевидовых адаптаций, прежде всего соответствий в строении и функциях органов, а также в поведении между особями одного вида (конгруэнции).

### Проблема вида

Данные экспериментальной генетики привели к выводу, что виды и даже разновидности включают массу наследственно различающихся форм. Н. И. Вавилов считал открытие этого многообразия форм внутри вида

<sup>1</sup> V. Volterra. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris, 1926.

<sup>2</sup> J. B. S. Haldane. The causes of evolution. London, 1932.

настоящей революцией в биологии. Но в начале века это открытие было истолковано неправильно: элементарные формы (жорданоны, константные расы, биотины и другие фрагменты вида, часто не способные самостоятельно существовать в природе) стали считать «истинными видами», а вид в обычном понимании объявили сборным понятием (см. также главы 1 и 2).

В систематике понятие о виде было существенно углублено применением морфолого-географического и морфолого-экологического методов. Морфологическая трактовка вида как далее неразложимого образования (монотипический вид) или как совокупности близких форм (политипический, морфологический вид) была недостаточно глубокой, позволяла трактовать вид как абстрактную идею типа, т. е. как условное понятие и нередко вызывала сомнения в реальном существовании видов. В первые десятилетия XX в. на смену этому устаревшему пониманию пришло представление о виде как географической (или экологической) расе или совокупности таких рас. Но отрицание «биологической реальности» вида и утверждения, что это понятие выражает только «организующее начало классификации», сохранились в отдельных работах и в более позднее время (Дж. Гильмур, 1940; Б. Бёрма, 1954).

Современные представления о виде были заложены А. П. Семеновым-Тян-Шанским, И. К. Пачоским, В. Л. Комаровым и Н. И. Вавиловым. Семенов-Тян-Шанский (1910) показал, что виды различаются между собой по степени обособленности и резкости границ, а также по составу внутривидовых единиц. Им было определено понятие неравноценности видов. Причины этой неравноценности он связывал с их разным геологическим возрастом, с различиями в этапах видообразования, наконец, с различиями конкретных причин и путей их образования. Обосновав представление о реальности и целостности вида, сложность состава которого является приспособлением к выживанию в разнообразных местообитаниях, И. К. Пачоский (1925) сформулировал понятие о «биоэкологическом потенциале вида», т. е. его способности к расселению и дальнейшей эволюции. Идею реальности вида растений как географической расы отстаивал В. Л. Комаров (1901—1925). В 1927 г. он высказал мысль о «законах племенной жизни», цементирующих вид в некоторое целостное образование. Комаров придерживался убеждения, что вид представляет собой неделимую единицу, лишенную каких бы то ни было внутривидовых подразделений (монотипическая концепция).

Синтез генетических и экологических методов в изучении структуры вида и процесса видообразования ведет начало от созданного Г. Турессоном (1922) направления, получившего название генэкологии. Турессон установил существование у растений наследственно закрепленных внутривидовых форм — экотипов, приспособленных к особенностям местообитания. Дальнейшие исследования экологической внутривидовой изменчивости растений и животных осуществляли М. А. Розанова, Е. Н. Синская, Д. Н. Кашкаров, В. В. Станчинский (СССР), Дж. Клаузен, Ф. Сэмнер (США), Дж. Грэгор, У. Турилл (Великобритания) и другие. В результате был установлен адаптивный характер мелких признаков внутривидовых форм, которые ранее считались недоступными для отбора.

В СССР по проблеме вида развернулась длительная дискуссия, столкнулись монотипическая и политипическая концепции двух школ — В. Л. Комарова и Н. И. Вавилова. Детально исследовав внутривидовое разнообразие огромного количества видов растений, Вавилов разработал учение о центрах происхождения видов и центрах разнообразия форм

(1926) и показал, что районы, где происходит наиболее интенсивное видообразование, отличаются самым богатым генофондом. В работе «Линнеевский вид как система» (1931) Вавилов сделал попытку синтезировать генетическую концепцию вида с эколого-географической и морфо-физиологическими концепциями. Вавилов трактовал виды как «целостные комплексы — системы» (политипическая концепция).

Обе школы считали свои взгляды альтернативными, хотя в действительности они только дополняли друг друга. Вид как расселившееся и обособившееся племя во взаимодействиях со средой и в эволюции выступает как отдельность; вместе с тем он сложен по составу и представляет собой многообразие форм, т. е. является одновременно и единицей и системой.

В целом исследованиями 20—30-х годов, особенно генетическими и географо-экологическими, были существенно углублены знания о процессах микроэволюции, т. е. о тех закономерных преобразованиях в недрах вида, которые ведут как к видообразованию, так и к повышению приспособленности вида (см. также главы 1 и 2).

Проблема вида и видообразования до сих пор сохраняет ведущее значение для теории эволюции. Новейшие данные и обобщения в этой области содержатся, например, в книгах Дж. Клаузена «Этапы эволюции вида у растений» (1951), Э. Майра «Зоологический вид и эволюция» (1963, русский перевод 1968), К. М. Завадского «Вид и видообразование» (1968) и С. С. Шварца «Эволюционная экология животных» (1969). В последние десятилетия было показано, что вид представляет собой особую надындивидуальную форму организации живого и является носителем эволюционного процесса. Было установлено, что всякий вид состоит из одной или нескольких местных популяций, что как результат эволюции он находится в стабильном состоянии и характеризуется обособленностью от остальных групп и целостностью, а как носитель эволюции — неустойчив, имеет составной характер и расплывчатые границы. Изучались механизмы интеграции местных популяций и вида и различные формы их дифференциации.

В настоящее время различают несколько типов видообразования. Во-первых, путем разделения исходного вида на несколько рас с последующей их адаптивной радиацией и превращением в новые виды (сегрегациогенез); во-вторых, путем образования нового вида на основе объединения двух или нескольких исходных видов (синтезогенез с помощью отдаленной гибридизации, трансдукции, симбиоза и пр.); в-третьих, путем преобразования исходного вида в один дочерний (ортоселекция). По размерам исходных преобразований, по времени изоляции новой формы и темпам самого процесса можно различать медленное видообразование путем накопления в популяциях многих мелких адаптивных изменений (названное микроаккумулятивным), или быстрое — на основе размножения резко измененных, мутантных форм, с самого начала репродуктивно изолированных от исходного вида (неоформогенное). По пространственным отношениям видообразование подразделяется на аллопатрическое, при котором эволюирующие группы пространственно разобщены, и симпатрическое, при котором эти группы являлись первоначально членами одной местной популяции.

Открыты также новые пути видообразования. У растений — видообразование с помощью интрогрессии, т. е. путем приобретения одним видом в результате гибридизации и отбора отдельных признаков других видов (Е. Андерсон) и видообразование, основанное на способности «ге-



нетически агрессивного» вида захватывать при гибридизации целые генные комплексы ряда других видов (Д. Харлан, Д. Уэт). Установлен особый способ «видообразования на архипелагах» (Э. Майр), начинающийся с залета или заноса на отдаленные острова единичных особей («принцип основателя»). Показана возможность симпатрического видообразования путем обособления внутрипопуляционных групп и трансформации их дисруптивным отбором (Дж. Тудей, Ф. Шеппард, К. Мазер, Е. Н. Синская, К. М. Завадский).

Было выполнено много важных для понимания видообразования исследований по проблеме изоляции.

### **А. Н. Северцов о направлениях эволюции**

Основы учения о главных направлениях, или типах, эволюционного процесса были заложены А. Н. Северцовым (см. главу 19). Он впервые поставил вопрос о роли ненаследственной изменчивости в эволюции и, в особенности, о значении поведения животных (1922). Разграничив прогресс на биологический и морфофизиологический, Северцов сформулировал учение о главных направлениях эволюции (1925, 1931, 1934). Им была далее разработана проблема закономерностей эволюции органов и создана стройная система принципов их преобразований (мультифункциональность, расширение, интенсификация, субституция, смена, активация, симиляция, иммобилизация и др.). Для теории эволюции большое значение имела глубокая разработка Северцовым представлений о взаимозависимостях органов (корреляциях и координациях) в онто- и филогенезе. Крупным вкладом в эволюционную теорию явилось и решение Северцовым вопроса о критериях биологического прогресса (эколого-географическая экспансия, т. е. расселение, рост численности и увеличение числа таксонов) и ароморфной эволюции (повышение энергии жизнедеятельности, усложнение организации и др.). Тем самым он поставил проблему прогресса на научную почву. Северцов значительно углубил дарвинистские представления об эволюции как возникновении приспособлений на основе естественного отбора и этим существенно дополнил аргументацию против ортогенетических и телеологических концепций эволюции.

### **В. И. Вернадский об эволюции на уровне биосферы**

По-новому к изучению эволюционного процесса подошел основоположник биогеохимии и современного учения о биосфере В. И. Вернадский. В книге «Биосфера» (1926) он развил идею об эволюции поверхности земного шара как целостном процессе взаимодействия косной материи с живым веществом. При этом жизнь признавалась «великим, постоянным и непрерывным нарушителем химической косности поверхности нашей планеты»<sup>1</sup>. Возникнув, живое вещество начало «растекаться» по поверхности Земли и по мере нарастания этого процесса все усиливалось «давление жизни» как на косную материю, так и «само на себя». Со временем все основные геохимические процессы оказались преобразованными воздействием биогенных факторов и превратились в биогеохимические. Жизнь, по Вернадскому, является «не внешним случайным явлением на земной поверхности. Она теснейшим образом связана со строением земной коры, входит в ее механизм и в этом механизме

<sup>1</sup> В. И. Вернадский. Биосфера. М., 1926, стр. 27.

выполняет величайшей важности функции, без которых он не мог бы существовать»<sup>1</sup>.

Огромная роль учения Вернадского о биогеохимических процессах и биосфере стала особенно ясно проявляться со второй половины XX в. (см. также главу 27). Этому способствовали, с одной стороны, успехи экологии, с другой — развитие современной научно-технической революции, выдвинувшей в качестве одной из первоочередных задач проблему воздействия человека на природу. Под влиянием научных достижений и человеческого труда биосфера постепенно переходит в новое состояние — ноосферу, или сферу разума. Идеи Вернадского о ноосфере — это важное философское обобщение, возникшее на стыке двух направлений его научной деятельности — биогеохимии и истории наук. Важнейшие обобщения Вернадского легли в основу ряда новейших теорий, в которых эволюция рассматривается на надвидовом уровне.

### **Современный синтез знаний о причинах эволюции на основе дарвинизма**

Первые попытки этого синтеза начались с конца 30-х и продолжались в течение 40-х годов; они были плодом коллективных усилий биологов разных специальностей.

Дж. Симпсон<sup>2</sup> писал, что среди многих соавторов синтетической теории эволюции необходимо отметить в Англии Фишера, Холдейна, Хаксли, Дарлингтона, Уоддингтона и Форда, в США — Райта, Мёллера, Добжанского, Майра, Дайса и Стеббинса, в Советском Союзе — Четверикова, Дубинина, Тимофеева-Ресовского, в ФРГ — Ренша, во Франции — Тейсье, в Италии — Бузати-Траверзо. Ф. Г. Добжанский и Э. Бозигер<sup>3</sup> привели 15 имен, в числе которых, кроме части упомянутых Симпсоном, названы Грант, Симпсон, Шмальгаузен и Уайт. Ж. Тейсье<sup>4</sup> упомянул примерно 20 ученых.

Перечисление исследователей, осуществивших синтез теории естественного отбора с генетикой и экологией, справедливо было бы продолжить и помимо уже названных биологов отметить также и заслуги таких ученых, как Н. И. Вавилов, Г. Д. Карпеченко, Дж. Клаузен, И. Лернер, Ф. Шеппард, К. Мазер, К. Сакаи, М. А. Розанова, М. М. Кампилов, Г. Ф. Гаузе, В. Н. Сукачев, Ч. Элтон, Дж. Лэк, Т. Парк, Д. Н. Кашкаров, Е. Н. Синская, С. А. Северцов, Г. Турессон. Таким образом, в создании основ современного дарвинизма участвовало, видимо, не менее 40—50 ученых из восьми стран.

К наиболее важным работам, положившим начало формированию синтетической теории эволюции, следует отнести не только труд Добжанского «Генетика и происхождение видов» (1937), но и серию обобщающих работ И. И. Шмальгаузена — «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939) и «Факторы эволюции» (1946). Существенное значение в создании синтетической теории эволюции имеют книги Н. В. Тимофеева-Ресовского «Генетика и эволюция» (1939), С. Дарлингтона «Эволюция генетических систем» (1939), Дж. Хаксли «Эволюция.

<sup>1</sup> В. И. Вернадский. Биосфера. М., 1926, стр. 27.

<sup>2</sup> G. Simpson. The meaning of evolution. New Haven, 1949, p. 277—278.

<sup>3</sup> Th. Dobzhansky, E. Boesiger. Essais sur l'évolution. Paris, 1968, p. 1.

<sup>4</sup> G. Teissier. Transformisme d'aujourd'hui.— L'Année biol., 1962, t. 1, N 7—8, 364.

Современный синтез» (1942), Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (1942), Дж. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (1944), работы Н. П. Дубинина с сотрудниками (1936—1948).

В современной синтетической теории главным фактором эволюции признается естественный отбор, интегрирующий и регулирующий действие всех остальных факторов (онтогенетической изменчивости, мутагенеза, гибридизации, миграции, изоляции, пульсации численности и др.). Понятно поэтому, что естественный отбор служит объектом всесторонних исследований.

Важная особенность синтетической теории эволюции состоит в замене типологического (организмоцентрического) подхода к пониманию субстрата эволюции качественно новым популяционным подходом, основывающимся на признании элементарной единицей эволюции местной (локальной) популяции. Основу синтетической теории составляют не данные эволюции крупных систематических групп, интерпретация которых неизбежно включает много гипотетического, а факты, получаемые в исследованиях микроэволюции. Эти факты добываются путем непосредственного экспериментального исследования элементарных процессов, протекающих в популяциях. Это не означает, что новый синтез не касается проблем макроэволюции. Образование крупных таксонов, органогенез, направленность эволюции и другие вопросы макроэволюции продолжают оставаться в поле ее зрения, но фундаментом для истолкования этих данных служат точно установленные факты, объясняющие причины микроэволюции.

Для синтетической теории эволюции характерно использование комплексных методов исследования: экспериментальных в сочетании с моделированием различных моментов эволюционного процесса, сравнительно-географических и экологических опытов в природной обстановке и в питомниках, полевых наблюдений, данных, добытых сравнительно-морфологическими методами, а также широкое применение математики. Использование этих методов позволило подтвердить правильность главных положений дарвинизма о ведущей роли естественного отбора, о том, что ни один из отдельно взятых факторов эволюции не объясняет ее причин, являющихся результатом сложных взаимодействий этих факторов. Новая теория разработала эти положения применительно к различным объектам, начиная от бактерий и простейших и кончая высшими растениями и животными.

После строгой экспериментальной проверки были опровергнуты некоторые концепции (наследование приобретенных признаков, автогенез и эктогенез, преадапционизм и др.), а также преодолена недооценка роли модификационной изменчивости и фенотипа в эволюции. Статистическое представление о движущих силах эволюции было приведено в соответствие с учением о популяции как субстрате эволюции. Новая теория включила в себя все крупные достижения эволюционизма последарвиновского времени. Многие факты, оказавшиеся трудными для объяснения с позиций классического дарвинизма и использовавшиеся для его критики (например, вредность мутаций, явление преадаптации, неадаптивный характер некоторых эволюционных изменений) были подчинены теории естественного отбора и получили рациональное объяснение.

Ранее казалось неизбежным положение, что наследственная изменчивость является причиной, а отбор — лишь следствием, действующим на ее основе. В работах 1936—1946 гг. Н. П. Дубинин, Н. И. Шапиро, А. Стертевант, М. В. Игнатьев, Р. Л. Берг и другие показали, что сам

мутационный процесс является адаптивным признаком вида; этот признак преобразуется отбором, который изменяет мутабельность, поддерживая ее на оптимальном уровне. Стало ясно, что мутационный процесс является не только исходным материалом эволюции, но и ее результатом.

Концепция «мобилизационного резерва» внутривидовой наследственной изменчивости (И. И. Шмальгаузен, С. М. Гершензон и другие) позволила снять одно из затруднений, стоявших перед теорией естественного отбора. Шмальгаузен (1946) показал, что «процесс вскрытия уже существующих резервов имеет гораздо большее значение, чем самая интенсивная мутабельность, так как мутации, ранее накопленные в скрытом виде, проявляются сразу в значительной концентрации, обеспечивая тем самым наиболее высокую эффективность естественного отбора»<sup>1</sup>.

Было показано, что рецессивность, доминантность и сверхдоминантность — это итоги деятельности отбора, направленного на устранение вредящего действия мутаций, на образование мобилизационного резерва, делающего вид эволюционнопластичным, на формирование адаптивного фенотипа, на его упрочение и защиту от дезорганизующего действия новых мутаций (Р. Гольдшмидт, М. М. Камшилов, Д. М. Шифрина и другие).

Был выяснен механизм, поддерживающий невысокую численность популяций бабочек, подражающих несъедобным насекомым; оказалось, что их малочисленность является необходимым условием выживания, так как при большей численности исчезает «эффект примеси», и птицы начали бы отличать имитаторов от моделей (Е. Форд, Г. Кэттлуэлл, Р. Шепард и другие). Численность подобных видов регулируется летальными генами, концентрация которых бывает весьма высокой (гибнет до 60—80% зародышей в каждом поколении). Но именно эта постоянная высокая смертность является важной адаптацией вида. У многих животных и растений были обнаружены гены, летальные или снижающие жизнеспособность в гомозиготном состоянии, а в гетерозиготном — повышающие жизнеспособность, иммунитет, экологическую пластичность и другие важнейшие показатели. Оказалось, что отбор часто сохраняет генетические системы, способные тем или иным способом поддерживать состояние адаптивной гетерозиготности, и действует против гомозигот.

При изучении полиморфизма удалось выяснить роль отбора, поддерживающего постоянство численных отношений между различными формами в популяциях (Дубинин, Добжанский, Шепард и другие). Но при известных условиях устойчивый (сбалансированный) полиморфизм может смениться переходным, при котором отбор будет способствовать преобладанию одной (или нескольких) формы над другими, вплоть до полной качественной перестройки состава популяции (Форд и другие).

Состояние эволюционной теории в конце первой половины XX в. получило отражение в содержании работы симпозиума, посвященного экологическим и генетическим факторам видообразования и эволюции (1949, Италия). На этом симпозиуме обсуждались многие вопросы, но «в центре внимания находилась проблема естественного отбора»<sup>2</sup>. В ряде докладов было показано, что отбор имеет дело не с отдельными генами или признаками, а элиминирует только целые фенотипы недостаточной адаптивной ценности, развивающиеся на базе целых генотипов. Было отме-

<sup>1</sup> И. И. Шмальгаузен. Факторы эволюции. М., «Наука», 1968, стр. 187.

<sup>2</sup> Th. Dobzhansky. Review and perspectives of the symposium on ecological and genetic factors of speciation and evolution.— La ricerca scientifica, 1949, v. 19, 5.

чено, что у высокоадаптивных форм могут развиваться отдельные нейтральные или даже слабо вредные признаки. Подробно обсуждалось положение о том, что генотип вида является целостной системой, постоянно интегрируемой естественным отбором, и критиковалось представление о генотипе как простой сумме независимых генов. Высказывалась мысль, что при образовании морфологически неразличимых, но репродуктивно изолированных популяций отбор охраняет морфологическую структуру как адаптивно особенно ценную, и дивергенция популяций идет только по физиологическим признакам. Участники симпозиума резюмировали, что естественный отбор всегда оказывается решающей причиной видообразования и общим направляющим фактором эволюции.

Важнейшей тенденцией развития эволюционной теории в 50—60-е годы было расширение и углубление синтеза биологических знаний на основе изучения биологии популяций и закономерностей естественного отбора.

Значительно усилилось взаимодействие между эволюционной теорией и такими отраслями биологии, как генетика популяций, популяционная экология, этология, биогеография и микросистематика.

### Столетний юбилей дарвинизма

В трудах симпозиумов и в сборниках работ, опубликованных в первую половину 50-х годов, подводились итоги многолетним дискуссиям о механизмах эволюции и приводился разнообразный материал, доказывающий, что современная наука полностью подтверждает основную идею дарвинизма — учение о естественном отборе как движущем факторе эволюции.

В 1958—1960 гг. в связи со 100-летием со дня опубликования «Происхождения видов» на многих международных съездах была произведена всесторонняя оценка естественного отбора как фундамента современной системы знаний об эволюции. Открывая международную юбилейную конференцию в Сингапуре (1959), Дж. Холдейн указал, что «основной механизм эволюции — отбор неопределенных изменений — современной наукой принимается примерно в таком же виде, как его впервые описали Дарвин и Уоллес»<sup>1</sup>. Итоги работы юбилейной конференции в Чикаго были подведены в капитальном труде, озаглавленном «Эволюция после Дарвина» (1960). Главное содержание докладов этой конференции, как и других симпозиумов (в Лондоне, Мельбурне, Геттингене и т. д.), а также книг [Г. Картер. «К столетию эволюционизма» (1958); Г. де Бер. «Ч. Дарвин» (1958); Г. Хеберер. «Что сегодня называется дарвинизмом?» (1960) и др.], посвященных юбилею, — это демонстрация торжества дарвинизма, получившего дальнейшее развитие в современной синтетической теории эволюции. Можно согласиться с Э. Майром в отношении единодушия участников многих конференций в объяснении эволюции и констатировать, что «это единодушие служит лучшим свидетельством того, насколько прочно обоснована и внутренне логична синтетическая теория»<sup>2</sup>. Характеризуя современное состояние эволюционной теории, Дж. Хаксли в предисловии к 7-му изданию своей книги «Эволюция. Современный синтез» (1963) утверждал, что все гипотезы эволюции, объясняющие ее

<sup>1</sup> J. B. S. Haldane. The theory of natural selection to-day.— Nature, 1959, v. 183, March, 14, 711.

<sup>2</sup> Э. Майр. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968, стр. 22.

каким-либо одним фактором (мутациями, генетическим дрейфом, изоляцией и т. п.), так же, как и все автогенетические и эктогенетические гипотезы эволюции, обнаружили полную несостоятельность.

### Разработка проблем макроэволюции

Важное значение для теории эволюции имела дальнейшая разработка проблем макро- и мегаэволюции, т. е. вопроса о главных направлениях и путях эволюционного развития. Дж. Симпсон, И. И. Шмальгаузен, Дж. Хаксли, Б. Ренш и другие показали, что микро- и макроэволюция имеют общие движущие силы: эволюция от доклеточных состояний до самых высокоорганизованных многоклеточных вызывается теми же механизмами естественного отбора, что и дифференциация популяций в пределах вида. Различие состоит только в особенностях действия естественного отбора. И. И. Шмальгаузен (1961) утверждал, что общее повышение организации происходит под влиянием отбора на повышение жизнеспособности в разнообразных условиях. Дж. Симпсон (1944) считал, что начальные фазы развития крупных таксонов воспринимаются как скачок из-за огромных скоростей эволюции, во много раз превышающих темпы эволюции, обычно наблюдаемой внутри семейства и родов (см. главу 18). По Н. П. Дубинину (1966), большие ароморфозы возникают в тех ситуациях, когда огромные коэффициенты отбора обуславливают высокие скорости эволюции. Тот же результат достигается при меньшей скорости эволюции, но при длительном действии отбора по однажды заданному экологическому «желобу».

Если в 20—40-х годах среди видных эволюционистов преобладало мнение, что такие понятия, как «прогресс» и «совершенство организации», не основаны на четких критериях, то во второй половине века положение дел изменилось. Так, В. Франц (1951) обосновал понятие о «биотехническом прогрессе», критериями которого он считал оптимальное соотношение между дифференциацией и интеграцией, степень оснащенности универсально пригодными адаптациями, а также энергетические показатели. В 1958 г. Дж. Тудей и К. М. Завадский независимо друг от друга пришли к выводу, что важнейшим критерием общего усовершенствования организации (арогенеза) является повышение средней выживаемости индивида, которая служит объективным количественным выражением морфофизиологического прогресса. Была показана ошибочность представления, будто организмы примитивных групп так же хорошо приспособлены к условиям существования, как и организмы высших. Оказалось, что степень целесообразности организации вида в ходе эволюции очень значительно повышается. Этот показатель может быть измерен величиной средней выживаемости индивида, степенью целостности надиндивидуальных внутривидовых систем, таких, как семья и микропопуляция.

Развивая идею Северцова о четырех главных направлениях эволюции, Шмальгаузен предложил различать семь таких направлений и существенно углубил наши знания по этому вопросу (см. главу 19). Положительное значение этого разграничения основных путей эволюции неоднократно отмечалось в литературе (А. А. Парамонов, 1967; Б. С. Матвеев, 1967; К. М. Завадский, 1967; и другие).

Учение Северцова о филэмбриогенезах и главных направлениях эволюции животных послужило основой для разработки А. Л. Тахтаджяном (1954, 1966) представлений о главных этапах развития и морфологических закономерностях эволюции покрытосеменных растений.

## Нерешенные вопросы

Согласно С. Райту, основной трудностью эволюционной теории сегодня является отыскание причин, позволяющих виду переходить от одной экологической зоны к другой, поскольку при этом вид должен «выйти на некоторое время из-под контроля отбора»<sup>1</sup>. Часть эволюционистов считает, что в действительности такие переходы возможны в тех случаях, когда обнаруживается достаточно широкая пластичность онтогенетических реакций; другие полагают, что такой переход может быть осуществлен только с помощью преадаптаций; третьи склоняются к тому, что условия переходной экологической зоны способствуют вскрытию мобилизационного резерва изменчивости, и отбор имеет дело с чрезвычайно широким спектром форм.

Не достигнуто еще согласия в понимании отношения основных факторов эволюции к естественному отбору. Одни авторы считают элементарными эволюционными факторами мутационный процесс, популяционные волны, изоляцию и естественный отбор. При этом они убеждены, что любой из этих факторов в случае возрастания его «давления» может занимать доминирующее положение. К перечисленным факторам иногда прибавляется гибридизация (рекомбинационная изменчивость). Можно полагать, что подобные построения упрощают проблему, уменьшая число факторов эволюции и уравнивая их действие. Недооцениваются, например, значение поведения животных, роль фенотипа в эволюции, структура популяций, различия способов размножения и некоторые другие факторы. Более чем спорным следует считать отнесение отбора к элементарным факторам эволюции. Существует необходимость более рациональной классификации факторов эволюции. Некоторые авторы считают неправильным относить отбор просто к факторам эволюции, поскольку, опираясь на взаимодействие многих элементарных факторов, он выступает в качестве интегрирующего механизма — основной статистической закономерности эволюции.

Особого внимания заслуживает вопрос о борьбе за существование как факторе эволюции. Разрабатывая кибернетические вопросы эволюционной теории, Шмальгаузен установил, что обратная информация от популяции к биогеоценозу передается через жизнедеятельность организмов, входящих в данную популяцию. Преобразование этой информации в биогеоценозе и ее передача обратно в популяцию осуществляется в процессе борьбы за существование. Шмальгаузен отмечал, что это понятие совершенно необходимо для теории эволюции, так как оно является важнейшей основой естественного отбора. В этой связи он неоднократно критически отзывался о генетико-математической теории естественного отбора. Шмальгаузен обратил внимание на то, что «подобные исследования не вскрывают всего механизма эволюции и не дают полного объяснения его закономерностей... Понятие борьбы за существование совершенно выпало. Естественный отбор выступает как внешний фактор, а сам организм как пассивный объект, с которым оперирует естественный отбор... — это не является верным отражением действительных соотношений»<sup>2</sup>.

Расхождения в трактовке борьбы за существование как фактора эволюции связаны с известной обособленностью генетического и экологиче-

<sup>1</sup> S. Wright, *Evolution organic*. — *Encycl. Brit.*, 1964, v. 8, 926.

<sup>2</sup> И. И. Шмальгаузен. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука», 1968, стр. 39.



ского подходов к пониманию популяционных механизмов микроэволюции, т. е. с еще недостаточно глубоким их синтезом.

До сих пор продолжаются дискуссии по вопросу о симпатрическом видообразовании, о значении генетико-автоматических процессов (генетического дрейфа), об отношении дрейфа генов и отбора, о механизмах внутривидовой конкуренции, о групповом отборе и его роли в эволюции. К не решенным еще до конца следует также отнести в связи с неполнотой геологической летописи проблемы природы крупных филетических hiatusов и происхождения высших таксонов, возможностей и причин огромных ускорений эволюционного процесса на относительно малых отрезках геологического времени. Дискуссионным остается также вопрос о ведущей роли в эволюции абиотических или же биотических факторов. Идею Дарвина о ведущем значении биотических факторов разделяют очень многие биологи, но существует и противоположная точка зрения, выдвигающая на первый план роль космических и общегеологических причин (О. Шиндевольф, 1950, 1964; М. В. Сенянинова-Корчагина, 1963; Б. Л. Личков, 1965; и другие).

Возможно, самым существенным вопросом, состояние которого лимитирует дальнейшее развитие эволюционной теории, является проблема эволюции самих факторов и законов эволюции.

### Современный антидарвинизм

Сохранение до сих пор антидарвинистских представлений объясняется не только наличием еще не преодоленных трудностей, но и живучестью и консерватизмом некоторых научных школ (например, ламаркизма и организмоцентризма), а также переоценкой значения отдельно взятых факторов, и, наконец, влиянием ошибочных философских позиций.

Примером современного катастрофизма может служить теория типогенеза О. Шиндевольфа (1950 и позднее). Согласно его взглядам, часть движущих сил эволюции локализована внутри организма (автогенез), другие же причины эволюции кроются в геологических или космических явлениях, вызывающих катастрофические скачки в развитии живого (см. главу 18).

Современный финализм хорошо отражает гипотеза «антислучайности», основателями которой являются А. Эддингтон (1935), Л. Кено (1941) и П. Леконт де Ноюи (1947). Эволюция на основе неопределенной, случайной мутационной изменчивости и работающего на этой базе естественного отбора представляется им невозможной. По мысли упомянутых авторов, преодолеть случайность может только принцип финальности, т. е. движение к известной цели. Такие сторонники теории «антислучайности», как Ж. Карль (1957), утверждают даже, что принципы финальности и эволюции неразрывны, так что при отбрасывании одного из них неизбежно должен отрицаться и другой<sup>1</sup>.

Примером модернизированного финализма является концепция «авторегуляции» А. Ванделя (1962, 1964), использующая старую, ошибочную идею о том, что филогенез подобен онтогенезу и поэтому каждая филогенетическая ветвь якобы проходит стадии юности, расцвета, старости и вымирания (см. также главу 18).

Следует упомянуть о попытках возрождения ламаркизма на основе достижений молекулярной биологии, цитологии и ряда других наук.

<sup>1</sup> J. Carles. Le transformisme. Paris, 1957, p. 86.

Примером может служить концепция «химического ламаркизма» П. Вентребера (1962 и позднее), который безуспешно стремится доказать наследование приобретенных признаков, используя данные по иммунологии и цитоплазматической наследственности.

Существуют также концепции эволюции, стремящиеся вывести все основные закономерности эволюции только из второго закона термодинамики (например, Блум, 1951). Правильно рассматривая эволюцию живого как движение в сторону увеличения степени упорядоченности, они ошибаются в трактовке природы движущих сил этого процесса. Значение биотических факторов эволюции, в том числе и естественного отбора ими сильно недооценивается, в то время как отдельные физические характеристики организма абсолютизируются. В ряде существенных пунктов эти односторонние гипотезы сближаются с номогенетическими (теологическими) гипотезами эволюции.

К неомогенетическим взглядам приходят также некоторые физиологи (И. А. Аршавский, 1959, 1966; Н. А. Бернштейн, 1964). Общим для современных разновидностей номогенеза являются недооценка роли случайности, организмоцентризм и непонимание статистических основ эволюции, суждения о филогенезе по аналогии с онтогенезом.

Общими чертами всех этих весьма разнородных течений современного антидарвинизма по-прежнему является отрицание значения естественного отбора и абсолютизация какого-либо одного фактора или момента в качестве причины эволюционного процесса.

\* \* \*

Каковы тенденции дальнейшего развития эволюционной теории? Прежде всего, несомненно, не только сохранится, но будет возрастать интегрирующая функция эволюционной теории по отношению ко всем отраслям биологии. Будет расширяться также основа, на которой происходит синтез современных эволюционных знаний. Среди этих тенденций ведущая роль по-прежнему будет принадлежать исследованиям разнообразных проблем теории естественного отбора. На базе нового синтеза биологических знаний должно оформиться учение о популяционно-видовой форме организации живого. Данные современной селекционной практики, как и во времена Дарвина, сохраняют свое методологическое значение экспериментальной модели при решении многих вопросов микроэволюции. Многого можно ожидать от углубленной трактовки эволюции с позиций учения о биосфере.

В последние годы формируется ряд направлений исследований процесса эволюции, основанных на использовании данных молекулярной биологии (см. главу 23), биокibernетики, а также на применении методов математического моделирования эволюционного процесса и идей общей теории систем. Особое развитие должно получить применение электронных вычислительных машин, хотя на первых порах из-за неправильно выбранных посылок были получены ошибочные данные (М. Иден, 1967; М. Шютценберг, 1967). Большое значение приобретает разработка проблемы эволюции факторов и законов самой эволюции.

Особенности развития эволюционной теории в последние годы дают основания предполагать, что близится новый крупный перелом в познании законов развития органического мира, который позволит приблизиться к главной цели биологии — управлению эволюционным процессом.

## Глава 18. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

К началу XX в. палеонтология достигла значительных успехов в познании истории органического мира на Земле. В главных чертах вырисовалось древо развития жизни, корни которого уходят в докембрийское время, а ствол и мощная крона простираются в палеозойской, мезозойской и кайнозойской эрах. Но в свете эволюционного учения были тщательно изучены лишь отдельные его ветви и побеги.

Перед палеонтологами XX в. стояла задача продолжить изучение филогении всех организмов, способных оставлять следы в слоях земли. Задача эта после Ч. Дарвина определилась как главная. По словам Л. Долло, она остается вечной задачей палеонтологии.

В палеонтологических данных по-прежнему нуждалась геология. Без них не может развиваться стратиграфия, с которой непосредственно связаны тектоника, палеогеография, геологическое картирование, а значит и планомерные поиски полезных ископаемых. Организуя палеонтологические исследования, геологические учреждения, конечно, подчиняли их в какой-то мере своим интересам и задачам. Но теоретические (в частности, филогенетические) исследования палеонтологов оказались необходимыми и здесь, способствуя усовершенствованию методов биостратиграфии.

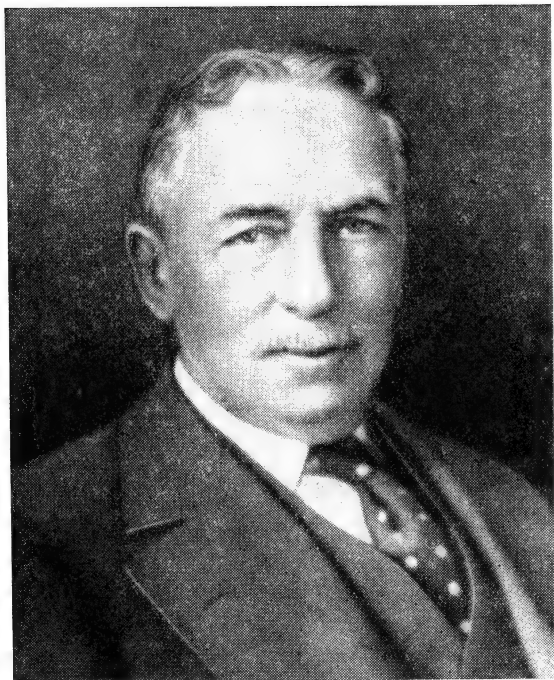
В течение XX в. палеонтология не испытывала таких крупных преобразований, как в XIX в. Трудно ожидать их и в ближайшем будущем; это, однако, не означает, что палеонтология остановилась в своем развитии. Накапливались новые факты, вскрывались новые закономерности, возникали новые проблемы и направления исследований. Одни из них выдвигались логикой развития самой палеонтологии, другие возникали под влиянием прогресса в биологии и геологии.

### Идеалистические концепции эволюции и дарвинизм

В начале XX в. кризис естествознания выразился в палеонтологии в возникновении виталистических антидарвинистских теорий эволюции. Они явились своеобразным преломлением успехов экспериментальной генетики и того факта, что палеонтология, против ожидания, не стала простым собранием иллюстраций к эволюционной теории Дарвина (см. также главу 17). Открывались новые факты и закономерности, которые, казалось, противоречили классическому дарвинизму.

Популярные у многих палеонтологов ламаркистские представления под влиянием успехов генетики терпят крах. Естественный отбор случайных, ненаправленных наследственных изменений также казался многим палеонтологам малоэффективным. Они считали эволюцию строго направленным, внутренне регулируемым процессом. Так ее представляли крупнейшие палеонтологи первой трети XX в.: О. Абель — в Европе, Г. Осборн — в США.

Венский палеонтолог Абель, известный своими важными палеобио-



**ГЕНРИ ФЕЙРФИЛД  
ОСБОРН**  
(1857—1953)

логическими трудами, считал, что решающее значение в эволюции имеет сформулированный им «закон инерции органического развития» (1928). Сила «инерции» заставляет организмы изменяться строго прямолинейно в направлении специализации. Инерция действует и после того, как достигнуто приспособление к среде; тогда она приводит к бесполезному и даже вредному переразвитию специализированных признаков, и зашедшая в тупик филетическая ветвь вымирает. Абель превратил закон необратимости эволюции Долло в некий мистический принцип ортогенетической эволюции.

Осборн внес большой вклад в изучение эволюции млекопитающих, особенно носорогов и хоботных (1929—1942). Первоначально в своих теоретических взглядах он склонялся к ламаркизму. Но во второй половине жизни под влиянием идей А. Вейсмана о независимости зародышевой плазмы от сомы Осборн разочаровался в ламаркизме и выдвинул сложные, запутанные автогенетические теории, в которых витализм переплетался с энергетизмом. Его последним словом в области эволюционной теории было учение об «аристогенезе». «Аристогенез», по Осборну, есть «совершенно необъяснимый и таинственный» творческий процесс создания новых биомеханизмов. Направление его строго предопределено в наследственной субстанции и выдерживается вопреки влиянию среды. Развивающиеся признаки вначале совершенно бесполезны и становятся адаптивными лишь со временем.

В 20-х годах в Советской России появились две оригинальные теории эволюции, имевшие целью опровергнуть и заменить будто бы устаревший дарвинизм. Автором одной из них был известный зоолог и географ Л. С. Берг. В книге «Номогенез или эволюция на основе закономерностей» он, широко используя палеонтологический материал, стремился

представить эволюцию как предопределенный процесс, протекающий под действием автономных, независимых от среды причин. Филогенез он считал строго закономерным и в этом отношении подобным онтогенезу.

Другая теория принадлежала геологу и палеонтологу Д. Н. Соболеву, взгляды которого во многом сходны со взглядами Берга. По мнению Соболева (1924), теорию Дарвина нельзя признать эволюционной теорией. Истинная эволюционная теория, утверждает Соболев, например ламаркизм, предполагает «развитие начал, заложенных в самом развивающемся существе», а у Дарвина есть лишь «механическое сложение независимых органических изменений»<sup>1</sup>. Соболев считал, что эволюция «не зависит от игры случая», которой пользуется отбор, а происходит направленно по независимым от отбора законам. В противоположность дарвинистам, Соболев и Берг считали эволюцию процессом полифилетическим.

Взгляды Берга и Соболева встретили решительные возражения советских биологов и не оказали заметного влияния на отечественную палеонтологию. Более того, советские палеонтологи взяли на себя задачу защиты и дальнейшего развития дарвинизма. Среди них особое место принадлежит А. А. Борисяку, который относил к числу важнейших задач эволюционной палеонтологии выяснение путей и закономерностей эволюции с помощью исследования конкретных филогенезов, изучение взаимоотношения организмов и среды и проблему видообразования.

На долю советской науки выпала задача критической оценки с позиций диалектического материализма того теоретического багажа, который накопился в палеонтологии после Дарвина. Эта важная для современной палеонтологии работа получила наиболее полное выражение в книгах Л. Ш. Давиташвили «Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина» (1941) и «История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней» (1948).

### Определение возраста Земли

В начале XIX в. Ж. Кювье в соответствии со священным писанием укладывал историю Земли в 7 тыс. лет. В конце того же века по подсчетам физика В. Томсона возраст Земли как остывающего тела определялся в 100 млн лет.

После открытия в 1896 г. французским физиком А. Беккерелем радиоактивного распада и последующего изучения радиоактивных веществ возникла возможность выяснить абсолютный возраст горных пород, содержащих продукты распада. На эту многообещающую возможность указал уже английский геолог Д. Джоли в книге «Радиоактивность и геология», вышедшей в 1909 г. А в 30-х годах появились расчеты длительности геологических эр и периодов в миллионах лет. Палеонтологи получили возможность судить о скорости эволюции в разные периоды истории Земли. Одной из древнейших пород была признана порода из Карелии с абсолютным возрастом в 1600 млн лет, что позволило определить общий возраст Земли в 3 млрд лет. Но в середине 60-х годов были открыты горные породы с абсолютным возрастом 3,5 млрд лет. Общий возраст Земли определяется теперь по крайней мере в 4,5 млрд лет, а следы жизни известны из архейских слоев с возрастом около 3 млрд лет.

<sup>1</sup> Д. Соболев. Начала исторической биогенетики. Гос. изд-во Украины, 1924, стр. 32.



**АЛЕКСЕЙ АЛЕКСЕЕВИЧ  
БОРИСЯК**  
(1872—1944)

### **Успехи в изучении палеонтологической летописи**

В 1940 г. И. А. Ефремов объединил все направления по изучению процессов захоронения органических остатков в единую отрасль и предложил именовать ее тафономией. Установив условия захоронения и сохранения древних форм животных и растений и определив, в каких местах их обнаружение маловероятно (как, например, в горных районах), тафономия в немалой степени способствовала успешной деятельности палеонтологических экспедиций.

Познание палеонтологической летописи связано прежде всего с открытием и описанием новых видов ископаемых организмов. Но рост общего числа известных ископаемых форм шел также за счет разделения и повторного описания ранее описанных видов. Для XX в. характерны стремление к упорядочению таксономии, к унификации описаний и привлечению для определения ископаемых ЭВМ, а также возрастание интереса к вопросам теоретической систематики. Пятитомная сводка по ископаемым организмам всего мира, законченная немецким палеонтологом К. Циттелем в 90-х годах прошлого столетия, за полвека настолько устарела, что в 50-х годах нашего века началось издание новых сводок: по палеозоологии — во Франции под редакцией Ж. Пивто, по беспозвоночным — в США под редакцией Р. Мура и по ископаемым организмам в целом — в СССР под редакцией Ю. А. Орлова (Ленинская премия, 1967). Монументальный коллективный труд советских палеонтологов — «Основы палеонтологии» в 15 томах (1954—1964) — полный справочник о родах ископаемых животных, растений и протистов.

К числу достижений в прочтении палеонтологической летописи относится также уточнение представлений о давно известных скелетных образованиях и их биологическая расшифровка. Это стало возможным бла-

годаря новым находкам, совершенствованию методов исследования и теоретическому осмысливанию ранее известных фактов.

Так, например, известные палеозойские колониальные морские организмы с роговым скелетом — граптолиты обычно причислялись к типу кишечнополостных. В 1938 г. польский палеонтолог Р. Козловский доказал близость граптолитов к птеробранхиям, о чем предположительно высказывался еще в 1905 г. А. Щепотьев. В результате граптолиты в качестве особого подтипа были отнесены к типу полухордовых. Уникальная коллекция, собранная в Поволжье, в районе Ульяновска, позволила К. А. и Г. К. Кабановым (1959, 1967) с уверенностью заявить, что ростр белемнитов был первоначально мягким образованием и обызвестлялся только вторично. Л. Ш. Давиташвили (1961) показал, что загадочные структуры у динозавров и других ископаемых форм, известные под названием «эксцессивных образований», получают объяснение на основании теории полового отбора как перигамические признаки.

### Новые методы стратиграфии

Интенсивное развитие нефтяной промышленности и большой размах геологоразведочных работ по нефти и горючим газам, сопряженный с глубоким бурением, дающим в руки стратиграфа обычно только микрофауну, вынудило палеонтологов обратиться к изучению фораминифер. Постепенно фораминиферы приобрели решающее значение в стратиграфии толщ морского происхождения и стали основным объектом микропалеонтологии. К этому разделу палеонтологии отнесли также исследование радиолярий, спор и пыльцы растений, а также диатомовых водорослей. Анализ спор и пыльцы приобрел значение основного метода в стратиграфии толщ континентального происхождения и вошел в науку под названием споро-пыльцевого анализа. Выяснение процентного отношения между количеством спор и пыльцы разных видов в серии последовательных образцов дает материал для пыльцевой диаграммы, которая позволяет делать заключение об изменении климатических условий и растительности в данном районе.

Основателем метода споро-пыльцевого анализа считается шведский торфовец Л. Пост. В начале 90-х годов XIX в. он стал выражать соотношение пыльцы разных видов в процентах, а в 1916 г. применил пыльцевые диаграммы. В СССР развитие метода споро-пыльцевого анализа связано с именем В. Н. Сукачева, опубликовавшего первую работу о составе пыльцы в торфе еще в 1906 г. Первоначально этот метод применялся к исследованию торфов современной эпохи, затем погребенных торфяников плейстоцена и, наконец, древних континентальных толщ.

Широкое применение споро-пыльцевого метода отразило тенденцию палеонтологии к переходу от изучения истории отдельных групп к изучению истории флор и фаун. Отвечая практическим запросам стратиграфии и палеонтологии, эта тенденция вместе с тем отражает и сдвиги, происходящие в биологии, — стремление к изучению биогеоценозов. Кроме того, как палеонтологи, так и геологи разными путями приходят к необходимости всестороннего исследования скелетных остатков и следов жизнедеятельности ископаемых организмов вместе с заключающим их слоем. Геологи ставят во главу угла восстановление среды образования осадков и называют такое исследование биофациальным анализом. В палеонтологии для этого применяются разные термины. Абель предпочитал термин палеобиологии. В СССР в 30-х годах Р. Ф. Геккером введен в обращение термин палеоэкология.



В 20-х годах В. И. Вернадский разработал учение о биосфере, огромное значение которого в наше время признается как для наук о Земле, так и естествознания в целом (см. также главы 17 и 27). Биосфера, по Вернадскому, — это земная оболочка, населенная организмами и характеризующаяся сложным взаимодействием живого и неживого. Слои осадочных горных пород с превосходно сохранившимися остатками организмов и лежащие глубже метаморфизированные породы докембрия с трудно различаемыми следами жизни являются продуктами биосферы, созданными в разное время. В настоящее время палеонтологи и геологи имеют возможность вести комплексные исследования населения водоемов и материков в его взаимодействии со средой, т. е. изучать историю биосферы в целом.

### Новые находки — вклад в филогению

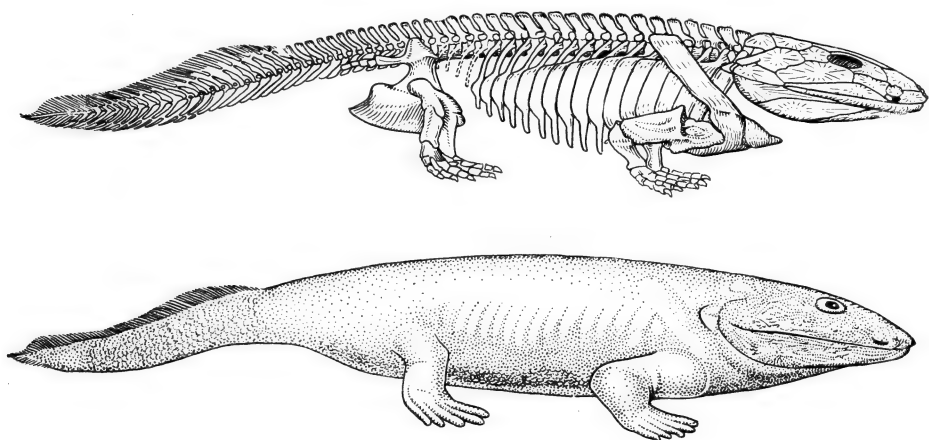
Достижения палеонтологии XX в. в исследовании филогении органического мира в немалой мере зависели от новых находок и открытий. Благодаря изучению нижнедевонской и верхнесилурийской флоры псилофитов, начатому в 20-х годах, был решен важнейший вопрос истории растительного мира. Псилофиты — первые сосудистые растения суши. От них произошли папоротники, хвощи, плауны и мхи. Первая находка псилофитов была описана в Америке еще в 1859 г. Но только в XX в. с новыми находками в Европе и их правильной оценкой был заполнен зияющий пробел в геологической истории растений. Псилофиты оказались промежуточной группой между водорослями и высшими наземными растениями.

Не меньшее значение имело открытие и описание шведскими палеонтологами Э. Стеншью, Г. Севе-Седербергом, Е. Ярвиком в начале 30-х годов в верхнедевонских слоях Гренландии скелетов древнейших наземных позвоночных животных. В капитальном труде И. И. Шмальгаузена (1964), посвященном проблеме происхождения наземных позвоночных животных, примитивные амфибии из верхнего девона Гренландии (ихтиостеги) охарактеризованы как недостающее звено в эволюции от рыб к наземным четвероногим, поскольку по строению, образу и времени жизни они оказались настоящими переходными формами между кистеперыми рыбами и амфибиями. Выход позвоночных на сушу и дальнейшая эволюция фаун наземных позвоночных в истории Земли связаны с эволюцией насекомых, которые служили им важнейшим источником белковой пищи. На это обратил внимание Б. Б. Родендорф (1970).

Из новых местонахождений костей наземных позвоночных особую известность приобрела Центральная Монголия. Здесь работали палеонтологические экспедиции США (1921—1930), СССР (1946—1949) и Польши (1962—1964). Они добыли большое число скелетов меловых ящеров и меловых и третичных млекопитающих, что способствовало изучению их эволюции, экологии и систематики.

Вопреки распространенному представлению о вымирании четырехлучевых кораллов в конце пермского периода из триасовых отложений Закавказья были описаны несколько семейств этой группы, в том числе плерофиллиды (Т. Г. Ильина, 1963), которые по целому комплексу признаков оказались переходными формами между четырехлучевыми и шестилучевыми кораллами.

Выяснилось, что некоторые группы современной морской фауны, считавшиеся давно вымершими, существуют и ныне. В 1938 г. в Индийском океане, у юго-восточных берегов Африки, была впервые поймана кистепе-



Древнейшие земноводные — *Ichthyostega*. Реставрация (по Яркину, 1952)

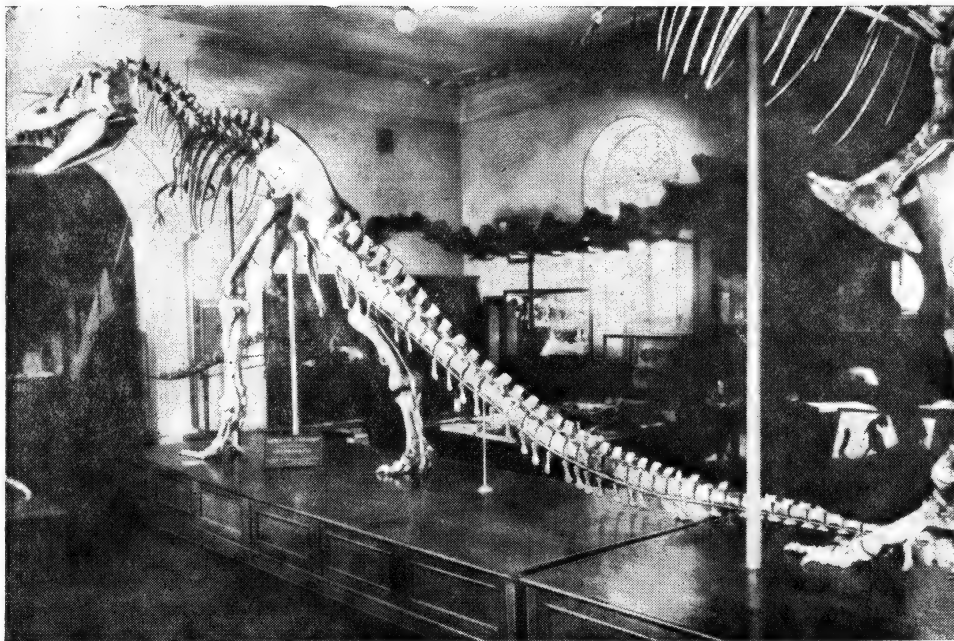
рая рыба, описанная под названием латимерии. В 1952 г. датской глубоководной экспедицией в Тихом океане, близ Мексики, был обнаружен моллюск из класса моноплакофор, названный неопилиной. Если кистеперые и моноплакофоры оказались «живыми ископаемыми», то морские донные глубоководные беспозвоночные животные — погонофоры, несмотря на свой «древний» облик, до последнего времени в ископаемом состоянии не были известны. А. В. Иванов (Ленинская премия, 1961), установивший в 1955 г. тип погонофор, не сомневался в возможности обнаружения ископаемых представителей этого типа (см. также главу 1). Это предвидение блестяще подтвердилось: Б. С. Соколов<sup>1</sup> обнаружил трубки погонофор в кембрийских слоях, выделив их в отряд сабеллитид (1965).

Упомянутые находки ранее неизвестных ископаемых форм свидетельствуют о вероятности подобного рода открытий и в будущем.

### Отсутствие переходных форм и сальтационные теории эволюции

Палеонтологическая летопись сохранила формы, дающие возможность проследить морфологические преобразования в пределах низших систематических подразделений (разновидность, подвид, вид, род, семейство). Известно немало эволюционных рядов таких форм. Попытки проследить документально возникновение более высоких систематических групп (отрядов, классов, типов) часто оказываются безуспешными ввиду того, что редкость нахождения промежуточных форм возрастает пропорционально повышению систематического ранга. Поэтому связи между крупными систематическими группами в филогенетическом древе часто остаются гипотетическими. В отсутствие палеонтологических находок они устанавливаются на основе данных сравнительной анатомии, эмбриологии и геологической истории. Так, например, неизвестны исходные формы покрытосемен-

<sup>1</sup> Б. С. Соколов. Древнейшие отложения раннего кембрия и сабеллитиды. — Всемирный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. (Тезисы докладов). Новосибирск, 1965.



Скелет гигантского хищного динозавра *Tarbosaurus efremovi* Malcev, добытого в Монголии палеонтологической экспедицией АН СССР

ных растений, и последние гипотетически выводятся из голосеменных. Остаются неизвестными переходные формы между пресмыкающимися и млекопитающими.

В сводке по филогении беспозвоночных Д. М. Федотов<sup>1</sup> привел таблицу с изображением стволов, соответствующих восемнадцати типам. Они идут, не соединяясь между собой, от кембрия до современной эпохи. Только в докембрии гипотетически конструируется их ответвление от главного ствола. По мере изучения беспозвоночных число самостоятельных типов росло, нередко за счет классов, ранее относившихся к одному типу.

В палеонтологической летописи, как правило, не обнаружено промежуточных форм даже между классами одного и того же типа.

Тип, класс, отряд и надстройки к ним выражают существенные различия в плане строения организмов, тогда как низшие систематические категории соответствуют различиям, которые не затрагивают плана строения. Подмеченное еще до Дарвина отсутствие среди ископаемых организмов переходных форм между крупными систематическими подразделениями стало в последарвиновский период важнейшей проблемой эволюционной палеонтологии.

Отсутствие переходных форм между типами палеонтологи-антидарвинисты использовали в качестве главного козыря в борьбе с эволюционизмом. Так, немецкий палеонтолог Е. Дакке (1935) допускал эволюцию только в пределах типа организации. Другие палеонтологи разделяют

<sup>1</sup> Д. М. Федотов. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., «Наука», 1966.

эволюцию органического мира на принципиально различные, управляемые разными факторами фазы и проповедуют скачкообразное превращение одних типов в другие без переходных форм. Что касается эволюции, действующей в рамках типа, то она преобразует разновидности, виды и роды через переходные формы.

Немецкий палеонтолог О. Шиндевольф (1936 и позднее) называл решающую фазу эволюции, связанную с превращением типов организации, неогенезом или типогенезом, а свою концепцию эволюции — типострофизмом. По его мнению, крупные мутации резко преобразуют тип на ранней стадии онтогенеза и потому переходных форм вообще быть не может. Мутирование происходит лишь в эпохи повышенной радиации. Новый тип организации, возникнув скачком, преадаптивен, и организмы сами разыскивают подходящую себе среду. После взрывной фазы возникновения новых морфологических типов наступает фаза типостаза. Для нее характерно ортогенетическое приспособление на основе мелких мутаций под действием естественного отбора. При ней изменения происходят на поздней стадии онтогенеза и тип организации не затрагивается. Возникают эволюционные ряды форм, связанные между собой переходами. Позже Шиндевольф стал выделять еще фазу типополиза, или упадка в истории типа (чрезмерная специализация, вымирание).

Другой немецкий палеонтолог, К. Бойрлен (1937), подобно Шиндевольфу, выделил две основные фазы эволюции. Превращение одного типа организации в другой, по Бойрлену, не может происходить путем мелких изменений на поздних стадиях онтогенеза, поскольку прежде должно быть утрачено специализированное, потерявшее эволюционную пластичность состояние. Это достигается путем «неоморфоза», под которым Бойрлен понимает остановку развития на той стадии онтогенеза, которая предшествует формированию признаков старого типа. Эти признаки как бы отбрасываются, происходит деспециализация и открываются возможности для формирования признаков нового типа. В связи с этим Бойрлен считал, что нет надобности искать каких-то неспециализированных предков и переходные формы между разными типами организации. Организмы всегда были в той или иной мере специализированными, но благодаря неоморфозу специализация не мешает эволюции. Последняя — «ортогенетическая» — фаза эволюции осуществляется на основе приспособительных изменений на конечной стадии онтогенеза. Она удлиняет онтогенетический цикл, ведет к специализации и старению филетической ветви. Только неоморфоз может открыть новый путь эволюции.

В отличие от автогенетических построений Шиндевольфа и Бойрлена американский палеонтолог Дж. Симпсон (1944) сделал попытку истолковать отсутствие переходных форм между высшими систематическими категориями с позиций синтетической теории.

Симпсон различал три формы эволюции: видообразование, доступное изучению генетиков; филетическую эволюцию, происходящую на уровне рода и семейства и прослеживаемую палеонтологами в виде линейных рядов типа ряда лошадей; квантовую эволюцию, которая за короткое время приводит к коренным изменениям структурных и физиологических систем и появлению новых семейств, отрядов и классов. Особо крупные сдвиги, порождающие новые классы и типы, он обозначал термином мегаэволюция. При квантовой эволюции и тем более мегаэволюции переходные формы отсутствуют, но не потому, что их не было. Они существовали недолго и на ограниченной территории, а потому их остатки редко сохранялись.

Все формы эволюции, по Симпсону, основываются на мутациях. Представление о квантовой эволюции он связывал с допущением крупных мутаций или повышенного темпа мутирования под действием повышенной радиации. Но эти предположения пока остаются не доказанными. Симпсон признавал также роль генетического дрейфа (генетико-автоматических процессов). Наиболее благоприятными условиями для возникновения признаков новой организации, по Симпсону, служит малочисленность и полная изоляция популяций.

### **Соотношение филогенеза и онтогенеза в свете палеонтологических данных**

Возникновение переходных форм в эволюции прежде всего зависит от способов преобразования онтогенеза. Поэтому проблема переходных форм связана с проблемой исторической взаимозависимости между онтогенезом и филогенезом.

Критический анализ воззрений Э. Геккеля на взаимоотношения онтогенеза и филогенеза основывалась как на детальных сравнительно-эмбриологических работах, так и на палеонтологических данных.

При исследовании онтогенеза раковины в некоторых эволюционных рядах ископаемых головоногих моллюсков — аммонитов обнаружилось отклонение, обратное тем, которые следовало ожидать, исходя из биогенетического закона. Признаки средних оборотов раковины оказались сходными с таковыми у взрослых потомков. А. П. Павлов (1910) назвал упомянутое явление «пророческими», или «профетическими», фазами, Д. Н. Соколов — «вставными фазами» (1912), Л. С. Берг — «филогенетическим ускорением» (1922), а О. Шиндевольф — «протерогенезом» (1925). В представлениях Шиндевольфа протерогенез занимает видное место как особый модус раннеонтогенетического становления нового типа. При эволюции по этому модусу вновь возникший тип выражен только в онтогенезе, во взрослом же состоянии форма возвращается к типу предка. Только постепенно в ходе филогенеза новый тип выявляется и во взрослом состоянии. Шиндевольф иллюстрирует это эволюционными рядами аммонитов, фораминифер, кораллов и даже человека.

Наблюдая необъяснимые при помощи биогенетического закона явления и не удовлетворяясь их толкованием в духе «протерогенеза», многие западноевропейские палеонтологи (например, знаток мезозойских аммонитов Л. Спат) стали игнорировать изучение онтогенеза при установлении филогенетических отношений у аммонитов. В советской палеонтологии исследование онтогенеза в целях выяснения филогенеза и построения естественной системы продолжалось. В. Е. Руженцову (1960) удалось показать, например, на палеозойских аммонитах, что эволюция их раковины, в частности лопастной линии, шла, как правило, по способу анаболии, допускающей рекапитуляцию.

При изучении соотношения онтогенеза и филогенеза в классических рядах с так называемыми «профетическими фазами» Павлову удалось показать, что явления, обозначенные этим термином, получают материалистическое, дарвинистское истолкование (А. Н. Иванов, 1945). Преходящие в онтогенезе стадии могут у потомков распространяться на взрослое состояние (брадигения), а в других случаях, наоборот, признаки взрослого состояния — на более раннюю стадию (тахигения). И то, и другое может происходить под действием естественного отбора. В популяции, кроме форм, имеющих нормальную скорость онтогенеза, обнаруживаются

особи, раньше и позже вступающие в конечную стадию развития (тахиморфные и брадиморфные). В случае полезности замедленного развития отбор соответствующих мутаций обеспечит сохранение признаков преходящей стадии до взрослого состояния.

### Значение неотении

Еще во второй половине XIX в. зоологи и палеонтологи указывали на эволюционное значение различного рода задержек и остановок в развитии, из-за которых признаки взрослого организма или органа не развиваются, и эта стадия как бы отбрасывается. Это явление называли по-разному. Особенно популярным оказался термин «неотения», предложенный Э. М. Кольманом в 1884 г. Классическим примером неотении является современный американский аксолотль — способная к размножению личинка амбистомы. Нечто подобное аксолотлю в палеонтологии представляет пермский лабиринтодонт двинозавр, открытый и описанный В. П. Амалицким в 1921 г.

Английские биологи В. Гарстанг в 1922 г. и Г. де Бер в 1930 г. под названием «педоморфоза» описали особый случай филогенетических изменений, выражающийся в остановке онтогенеза и последующих новообразованиях. По их мнению, этим способом в истории животного мира могли осуществляться превращения типов, классов, отрядов. Так, насекомые, по их мнению, произошли от личинок многоножек, хордовые — от личинок иглокожих. При этом специализация взрослых предков не мешала эволюции, так как взрослая стадия не достигалась. Значит, нет надобности всегда искать неспециализированного предка.

А. Н. Северцов и И. И. Шмальгаузен рассматривали задержки развития как формы регрессивной эволюции. Шмальгаузен (1939) считал, что постоянножаберные амфибии — это утратившие способность превращаться в наземное животное половозрелые личинки, что коловратки, пантоподы, клеи, мшанки могли возникнуть путем недоразвития. Недоразвитие, по его мнению, «быть может... действительно лежит в основе наиболее крупных преобразований организации»<sup>1</sup>.

А. Л. Тахтаджян в ряде работ начиная с 1943 г. выяснил большое значение неотенических явлений в эволюции растительного мира, в частности, покрытосеменных. «Неотеническое преобразование коснулось, по-видимому, всех органов и частей предков покрытосеменных, что не могло не привести к определенному перерыву в ряду взрослых форм. Поэтому происхождение покрытосеменных было не только быстрым (результат эволюции на основе изолированных периферических популяций), но и прерывистым (результат неотении)»<sup>2</sup>. Такой важный шаг в эволюции жизни, как появление травянистых покрытосеменных, по мнению Тахтаджяна, также осуществился путем неотении. Травы возникли из деревьев путем «ярусной неотении».

О простоте генетических механизмов неотении писали Дж. Холдейн (1932) и Н. К. Кольцов (1936). Они допускали, что мутации генов, контролирующих скорость онтогенеза, или даже мутация одного гена могут повлиять на все развитие. При неотении сохраняется богатый

<sup>1</sup> И. И. Шмальгаузен. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 161.

<sup>2</sup> А. Л. Тахтаджян. Происхождение покрытосеменных растений. М., Изд-во АН СССР, 1961, стр. 19.



генотип предков, что благоприятствует последующей прогрессивной эволюции.

Кроме упоминавшегося выше динозавра палеонтология располагает многими другими примерами эволюции путем задержки развития, и их число непрерывно умножается. Недавно Д. В. Обручев (1969) обратил внимание на большое значение педоморфоза в эволюции низших позвоночных. М. А. Шишкин (1969) показал, что бесхвостые амфибии произошли от рахитомных лабиринтодонтов путем замедления развития, обусловившего сохранение в строении головы потомков личиночных черт предков. Вместе с тем М. А. Шишкин (1967) вновь поднял вопрос о возможности частичной обратимости эволюции. Появилось немало работ, демонстрирующих роль педоморфоза в эволюции беспозвоночных, в частности моллюсков и иглокожих. Все более выявляющееся значение педоморфоза в эволюции проливает свет на причины отсутствия переходных форм между крупными систематическими группами.

### Проблема полифилетического происхождения таксонов

Известно, что Дарвин допускал только монофилетический путь эволюции, при котором новая группа появляется от одного корня (вида) и в одном географическом месте (районе). Противники Дарвина, а ныне и некоторые его сторонники допускают полифилию, т. е. развитие новой группы из многих корней в виде параллельных линий. При этом обсуждается возможность полифилетического возникновения всех ступеней жизни, от первичных организмов до человека. Вернадский в посмертно изданной работе писал: «Сейчас, мне кажется, можно твердо стоять на той точке зрения, что представление о едином предке — монофилетическое представление, или о немногих предках противоречит тому, что мы знаем о геологическом значении живого вещества»<sup>1</sup>. Не без влияния Вернадского изменилось представление о происхождении жизни: возникновение первичных организмов разных видов во многих географических районах пользуется теперь широким признанием.

Непрерывно увеличиваются данные о полифилетическом происхождении таксонов. Это приводит систематиков, стремящихся к построению филогенетически обоснованной системы, к необходимости дробить привычные, широкие по охвату таксоны. Так, выяснилось, например, что класс млекопитающих происходит из многих корней. Классы представляют собой «уровни» организации и объединяют гетерогенные формы, вышедшие пучком из предшествующего уровня (класса). Симпсон, однако, не считает нужным дробление старого класса млекопитающих и предлагает считать «монофилетическим» всякий таксон, если доказано его происхождение от таксона того же ранга по одной или многим линиям. Так, все млекопитающие, поскольку они произошли от пресмыкающихся, остаются единым классом. Соображения Симпсона находят поддержку у Э. Майра и других ученых.

В последнее время усилился интерес палеонтологов к явлениям параллелизма, состоящим в том, что у близких по происхождению таксонов, например родов в пределах семейства, параллельно возникают сходные особенности, которых не было у их предка. Этот параллелизм в развитии гомологичных органов связан с параллелизмом мутаций, возникающих по

<sup>1</sup> В. И. Вернадский. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., «Наука», 1965, стр. 291.



закону гомологических рядов Н. И. Вавилова на основе близости генотипов, унаследованных от общих предков. Исследование взаимоотношения между явлениями полифилии и параллелизма в эволюции — одна из актуальных задач палеонтологии и эволюционного учения.

### **Изучение докембрийских организмов**

Большое значение в палеонтологии XX в. приобрела проблема древнейших организмов. В конце прошлого века палеонтологи разных стран описали из докембрийских слоев остатки губок, кишечнополостных, червей, брахиопод, моллюсков, иглокожих и других беспозвоночных. При пересмотре этих находок в наше время обнаружилось, что одни из них — и таких большинство — представляют собой неорганические образования, другие отнесены к докембрию ошибочно. Споры наземных растений, открытые С. Н. Наумовой в конце 40-х годов, оказались вымытыми из выпележающих слоев. Теперь из собственно докембрия достоверно известны только остатки водорослей (в частности, широко распространенные известковые образования — строматолиты и онколиты, созданные синезелеными водорослями), остатки бактерий, а также ряд микроскопических образований, напоминающих яйца и цисты мельчайших животных и споры морских растений. Большой вклад в изучение многообразных остатков водорослей из докембрийских слоев в СССР внес А. Г. Вологдин (1962).

Таким образом, проблема древнейших организмов стала вместе с тем проблемой перехода от низшей ступени развития жизни водоемов в докембрии (преимущественно предядерные организмы) к сложному и богатому населению моря кембрия, включавшему все типы беспозвоночных. Прежние ссылки на метаморфизм докембрийских слоев утратили свою силу. Совершенствование методов исследования горных пород и химической препаровки позволяют обнаруживать ископаемые остатки микроорганизмов и выделять органические образования. Датировка слоев при помощи метода радиоактивного распада дает возможность подойти к выяснению этапов в истории докембрийской жизни.

Крупным событием в палеонтологии докембрия было открытие Р. Сприггом в 1947 г. и последующее детальное изучение М. Глесснером (1958—1965) ископаемых из песчаников Эдиакары в Южной Австралии. Описано свыше двух десятков видов, принадлежащих кишечнополостным, червям и каким-то предшественникам моллюсков и иглокожих. Все они лишены скелета и сохранились в виде отпечатков. Фауна Эдиакары и близкие ей фауны Южной Африки, Англии и СССР относятся к периоду между 670 и 550 млн. лет, т. е. предшествовавшему кембрию.

Отсутствие минерального скелета у докембрийских организмов и, напротив, его наличие у многих животных кембрия приводят к предположениям о существовании иных физико-химических условий в докембрии и иной физиологии докембрийских организмов.

### **Взаимодействие истории Земли и жизни**

Уже второе столетие палеонтология и геология собирают материалы о взаимодействии между развитием органического мира и историей Земли. И все же имеющиеся знания очень далеки от полноты и ясности.

По современным взглядам, познание истории Земли и жизни в их связи и взаимной обусловленности в конечном счете позволяет рекон-

струировать историю биосферы. Изменения земной коры (тектогенез) в своей основе не зависят от эволюции органической жизни, хотя жизнь оказала сильное влияние на геохимические процессы и осадочное породообразование. Как показал Н. М. Страхов (1936), в истории Земли ярко выступает прогрессирующее вытеснение хемогенной седиментации частично терригенной, частично биогенной седиментацией, т. е. первичные осадки преимущественно химической природы уступают место вторичным осадкам обломочного и биогенного происхождения. Влияние эволюции земной коры на эволюцию жизни гораздо глубже и многостороннее. Геологические изменения — первопричина того непостоянства физико-географических условий на поверхности Земли, без которого эволюция жизни невозможна. Было установлено, что крупные смены в составе растительного и животного населения суши совпадают с эпохами мощных горообразований, в эпохи же геологического «затишья» эволюция органического мира протекала относительно спокойно.

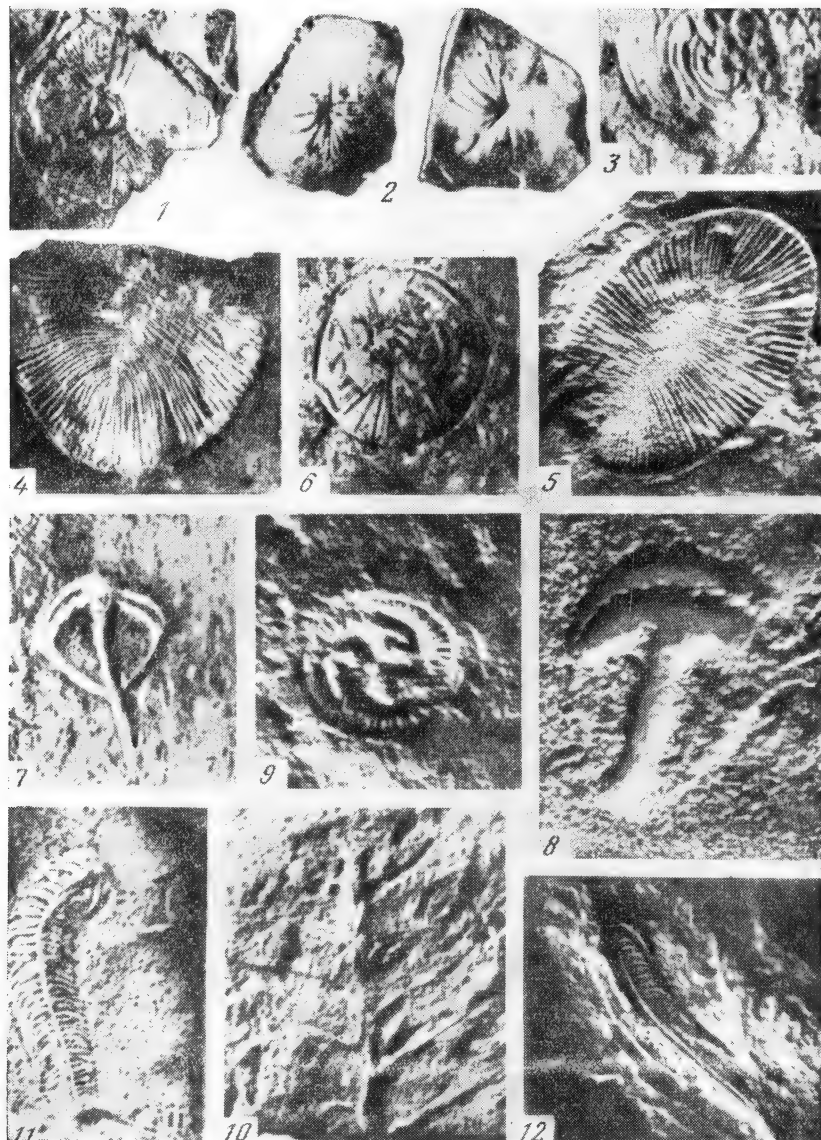
В самом начале XX в. Г. Осборн привлек внимание исследователей истории органического мира к закону «адаптивной радиации». Согласно этому закону, после возникновения нового типа организации (например, класса животных) происходит его расселение и приспособление к самым разнообразным условиям жизни. При этом возникают специализированные группы, генеалогически расходящиеся в разные стороны от общего ствола. Как показал Осборн на млекопитающих, в третичном периоде произошла радиация плацентарных и независимо от нее радиация сумчатых в Австралии, издавна изолированной от других материков.

Но адаптивная радиация была характерна не только для млекопитающих. На суше, как бы волнообразно, происходила смена господствующих групп животного и растительного царств. Так, в истории позвоночных четко выделяются следующие последовательно сменявшие друг друга «волны»: стегоцефалы (карбон), звероподобные ящеры (пермь), мезозойские ящеры, млекопитающие (третичный период) и человек (антропоген).

Согласно теории естественного отбора, новая, более совершенная группа должна вытеснять старую. Смена же «волн» жизни в истории Земли не всегда укладывается в эту схему. Не всегда ясны отношения каждой последующей «волны» к предыдущей и к изменению физико-географических условий. Еще недостаточно изучены конкретные причины и обстоятельства, приводившие к вымиранию одних групп и к процветанию или всплескам в развитии других.

В истолковании некоторых событий истории органического мира палеонтологи все чаще обращаются к влиянию космических агентов. О. Шиндевольф (1953 и позднее) отстаивает идею о большой роли периодического усиления радиации, поступающей на Землю из космоса, которая, по его мнению, могла вызвать резкое увеличение частоты мутаций и ускорение хода эволюции. Другие исследователи непосредственно связывают с увеличением радиации такие события, как вымирание мезозойских динозавров. Не исключено, что в будущем будут найдены методы определения интенсивности радиации в разные геологические эпохи и будет выяснено ее конкретное влияние на ход эволюции органического мира. Так, по соотношению изотопов кислорода в раковинах морских беспозвоночных стало возможным судить о температуре воды в морях далеких геологических эпох.

Начальные этапы в развитии органического мира, несомненно, зависели от формирования в атмосфере озонового экрана, защищающего живое



Отпечатки животных позднего докембрия в кварците. Эдиакары (Южная Австралия)  
(по Глесснеру, 1963)

1 — *Cyclomedusa radiata* Sprigg, медуза,  $\times 3/8$ ; 2 — *Pseudorhizostomites* sp.,  $\times 3/8$ ; 3 — *Spriggia annulata* Sprigg, медуза,  $\times 3/8$ ; 4 — *Dickinsonia costata* Sprigg, червь,  $\times 1/2$ ; 5 — та же форма,  $\times 1/2$ ; 6 — *Cyclomedusa inflata* Sprigg, медуза,  $\times 1/2$ ; 7 — *Parvancorina minchami* Gl., червь,  $\times 3/4$ ; 8 — та же форма,  $\times 7/12$ ; 9 — *Tribrachidium heroldicum* Gl., трибрахи́диум, совершенно новая форма, не имеет аналогов среди ныне живущих организмов,  $\times 3/4$ ; 10 — *Rangea arborea* Gl., морское перо,  $\times 3/4$ ; 11 — *Spriggina floundersi* Gl., трилобитоподобный червь,  $\times 9/10$ ; 12 — та же форма,  $\times 15/16$

от губительного действия ультрафиолетовых лучей. Было установлено, например, что выход растений и животных на сушу мог произойти лишь после того, как в результате фотосинтеза водных автотрофов в атмосфере накопилось достаточное количество кислорода, а вместе с тем и озона. Как показал недавно Давиташвили<sup>1</sup>, представления о так называемых «фаунистических разрывах» во многом зависят от неточностей в геологической синхронизации исчезновения и появления сменявших друг друга групп организмов. Объективная оценка современных данных по этому вопросу убеждает в том, что основным фактором вымирания таксонов было воздействие со стороны новых конкурентов и новых хищников. Это справедливо и в отношении вымирания крупных пресмыкающихся на границе мезозоя и кайнозоя. Млекопитающие, по новым данным, были широко распространены уже в раннемеловое время. Вопросы вымирания древних рептилий исследовал также Л. К. Габуния (1969).

### Изучение прогрессивной эволюции

Развитие палеонтологии в XX в. дало дополнительные данные в пользу прогрессивного характера эволюции органического мира. Однако эти данные получили идеалистическое истолкование у многих палеонтологов-финалистов (Г. Осборн, Ш. Депере, О. Шиндевольф и др.). Сконцентрировав свое внимание на магистральном направлении эволюции животных, ведущем к человеку, они, сознательно игнорируя другие направления (например, прогрессивное развитие растительного мира и беспозвоночных), объявили эволюцию целенаправленным процессом. Проследивая развитие нервной системы, они отмечают «стремление» к увеличению головного мозга («цефализация»<sup>2</sup>). По словам французского палеонтолога и философа П. Тейара де Шардена, «история жизни... есть, по существу, развитие сознания, завуалированное морфологией»<sup>3</sup>.

Тейар де Шарден рисует эволюцию как ортогенетический процесс, вызываемый непостижимыми силами и ведущий к человеку. Благодаря человеку биосфера постепенно переходит в новое состояние — «разумную сферу», или ноосферу. Понятие ноосферы ввел в 1927 г. французский философ Е. Леруа; В. И. Вернадский в 1944 г. писал, что под влиянием возрастающей деятельности человека биосфера вступила в новую стадию своего развития — стадию ноосферы (см. главу 27).

Финалисты противопоставляют свои взгляды современной синтетической теории эволюции, сторонники которой будто бы строят эволюцию на случайности и не способны объяснить прогресс. В противовес этому финалисты прибегают к нематериальному фактору — «антислучайности» (см. главу 17).

Проблема эволюционного прогресса, получившая идеалистическое толкование у финалистов, широко и успешно разрабатывалась в Советском Союзе. А. Н. Северцов (1931), И. И. Шмальгаузен (1939) и другие биологи показали, что поступательное развитие живой природы нисколько не противоречит дарвинизму и служит блестящей иллюстрацией диалектико-материалистического мировоззрения (см. главы 17 и 19).

<sup>1</sup> Л. Ш. Давиташвили. Причины вымирания организмов. М., «Наука», 1969.

<sup>2</sup> Термин был предложен еще в середине прошлого века американским геологом и палеонтологом Дж. Дана. См.: D. C. Gilman. The life of James Dwight Dana. N. Y.—London, 1889.

<sup>3</sup> П. Тейар де Шарден. Феномен человека. М., «Прогресс», 1965, стр. 167.

\* \* \*

Выше говорилось преимущественно о достижениях в познании основных событий истории органического мира в рамках крупных эволюционных преобразований, именуемых обычно макроэволюцией. В изучении микроэволюции успехи палеонтологии гораздо скромнее. Усиление работ в этой области отвечает запросам современного эволюционного учения. Всестороннее изучение вида в пространстве и времени на массовом палеонтологическом материале при помощи ЭВМ и математических методов призвано также удовлетворить насущные потребности стратиграфии.

Палеомагнитные наблюдения, данные о палеотемпературах и другие новые материалы о климатических поясах Земли в прошлом открывают широкие перспективы в изучении населения Земли и эволюции биогеоценозов по природным зонам от архея до антропогена. Большие сдвиги происходят в палеонтологии в последнее время в результате разработки и применения новых методов препаровки и исследования микроструктуры и химического состава скелетных остатков. Методами электронной микроскопии и хроматографии в конхиолине раковин моллюсков устанавливается состав аминокислот, влияющих на микроструктуру. Это также открывает новые возможности для исследования филогении и систематики.

## Глава 19. ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Дарвинизм сделал проблему филогении центральной задачей всего комплекса морфологических дисциплин, и морфологам удалось справиться с ней в первом приближении в исторически небольшой срок: они обосновали единство животного мира, восстановили его филогенетическое древо, а также филогению многих органов. Успехи филогенетического направления открывали широкие перспективы для дальнейшего прогресса морфологии на эволюционной основе. Между тем, уже с 80-х годов XIX в. в морфологии стал намечаться кризис. Стали высказываться сомнения в плодотворности метода тройного параллелизма. На рубеже XIX и XX столетий в биологии произошел сдвиг в сторону экспериментальных исследований. В нее все шире проникали математический метод, методы физики и химии. Прогресс экспериментальной биологии, стремление к причинному объяснению жизненных явлений обострил и противоречие между механицизмом и витализмом. Появились тенденции к противопоставлению «традиционной» и «современной» биологии. К первой причисляли те области биологии, в которых преобладают методы наблюдения и сравнения, ко второй — области, опирающиеся на эксперимент. Морфологию зачастую стали относить к разряду отживающих дисциплин.

Однако пессимистические прогнозы в отношении морфологии не оправдались. Началом века датируются активные поиски новых, отвечающих современному уровню биологической науки путей развития морфологии, которые сопровождались острой теоретической борьбой.

Одна из примечательных черт морфологии в первой половине XX в. — использование новых методов исследования. Другая особенность — повышение интереса к проблеме целостности. Вновь критически обсуждаются коренные вопросы филогенетики. Теория эволюции все шире проникает в разные отрасли морфологии. Оживают идеалистические представления, чему способствовали представители современной школы типологов (А. Нэф). В противовес идеалистической типологии развилась критическая типология (Г. Вебер, Р. Сокал, А. Ремане). Получило дальнейшее развитие филогенетическое направление. В начале XX в. в его рамках возникло новое оригинальное направление исследований — эволюционная морфология, в котором с наибольшей полнотой и продуктивностью воплотились принципы дарвинизма.

### Некоторые направления теоретико-морфологических исследований в XX веке

Видный современный представитель идеалистической типологии, немецкий морфолог А. Нэф (1919, 1931) в поисках путей развития морфологии вне связи с филогенетическим направлением возвратился к принципам додарвиновской морфологии. По его мнению, построение естественной системы животного мира должно идти независимо от эволюционной тео-

рии. Нэф отверг в понятии гомологии историческое содержание. Гомология для него — не отражение реальных отношений, а лишь термин, облегчающий систематизацию. Зато в понимании типа он заметно отошел от представлений классической морфологии эпохи Оуэна и Агассиса. Тип, по Нэфу, — это не просто идеальный план строения, абстрактная, безжизненная схема, а организация вполне реального существа.

За необходимость реорганизации морфологии высказался и немецкий ученый из ФРГ Г. Вебер (1958), представляющий так называемую конструкционную морфологию (или «эволюционно-понятийно-типологическую морфологию»). Это новое направление родилось в результате сочетания «чистой» морфологии со сравнительной функциональной анатомией, отвечающего стремлению Вебера к синтезу морфологии и физиологии. Вебер руководствуется типологическим методом и считает его первичным, но в отличие от Нэфа признает необходимость истолкования полученных при помощи этого метода данных в духе эволюционного учения. Вебер рассматривает тип как единство в пределах определенного многообразия форм, как выражение идеального родства. От типа мыслится переход к палеотипу и конкретным предковым формам.

Неудовлетворенность филогенетическим подходом к исследованию отношений между группами организмов привела современного американского морфолога Р. Сокала (1962) к «числовой таксономии». Сокал отдает предпочтение классификации, основывающейся не на происхождении, а на сходстве. Филогения, по его убеждению, недостаточна в качестве основы классификации ввиду ее гипотетичности. Утвердившееся в филогенетике определение гомологии исключает использование последней в качестве инструмента научного исследования. Гомология должна рассматриваться лишь как соответствие частей в общем плане. Считая, что филогенетические принципы являются камнем преткновения таксономии, Сокал для установления иерархического порядка среди таксономических единиц прибег к числовым методам оценки сродства или сходства между ними. Принятые методы в значительной мере определяют развиваемую им концепцию типа. Последний приобретает облик сложной конструкции, опирающейся на многомерный каркас с осями в виде признаков.

Еще ярче механистическая инженерная трактовка биологических явлений выражена у английского зоолога К. Пэнтина (1951), который рассматривает форму как результат действия естественного отбора и абстрактного плана, присущего телам живой и неживой природы и выражающего свойства материи и энергии. С этой точки зрения, тип представляется идеальной схемой, общей как для атома, так и для организма. Организм сравнивается с моделью, сложной из стандартных деталей. Эволюция сводится к подбору подобных деталей, оптимально отвечающих данным условиям.

Поиски надежных критериев, позволяющих с высокой достоверностью судить о филогенетических отношениях, приводят к выводу, что главной задачей морфологии является изучение гомологий. А. Ремане (1955), например, вообще определяет морфологию как науку о гомологиях. Выступая против наивной филогенетики, он отстаивает взгляд, что именно гомология служит показателем филогении, а не наоборот. Знание гомологий позволяет конструировать морфологические типы, а затем на этом основании создавать естественную систему организмов и, наконец, выносить суждение о филогении. Критериями гомологии, по Ремане, являются непрерывность данного признака у ряда форм, его положение и специальное качество (в смысле особенностей строения, состава и формы ор-



ганов или частей). Гомологизация проводится им как в пределах морфологического типа, так и между типами (под типами подразумеваются группы организмов, начиная с низших систематических единиц, обладающих большой совокупностью тесно скоррелированных признаков). Отказываясь от метафизических установок идеалистической типологии, Ремане не отбрасывает типологию полностью, но стремится использовать ее в качестве аппарата научного исследования.

Иную позицию по отношению к типологии занял Дж. Симпсон. Указав, что в своих истоках типология восходит к Платону, а затем была связана с неоплатонической, схоластической и томистской философией, Симпсон бескомпромиссно исключает из современной науки идеалистическое понимание морфологического типа и саму типологию.

### **Возникновение эволюционной морфологии животных**

Морфологи-дарвинисты проделали огромную работу, подвергнув переоценке накопленный за многие столетия фактический материал и теоретические принципы морфологии под углом зрения теории эволюции. В процессе перестройки морфологии на основах дарвинизма был открыт целый ряд важных закономерностей эволюции — принцип смены функций, принцип субституции, биогенетический закон и т. д. Однако эти открытия совершались попутно, при изучении специальных вопросов морфологии, большей частью при решении филогенетических проблем. Между тем, развитие дарвинизма и морфологии требовало более глубокого проникновения в закономерности филогенеза. К такому заключению пришел А. Н. Северцов, который в 1910 г. в речи на XII съезде русских естествоиспытателей изложил программу эволюционной морфологии. Развивая это направление, Северцов опирался прежде всего на собственные сравнительно-анатомические и филогенетические исследования, продвинувшие познание происхождения метамерии головы и эволюции конечностей позвоночных, а также восстановление картины эволюции низших позвоночных.

Право нового направления на самостоятельное развитие Северцов обосновывал далее при помощи историко-биологического анализа. Проследив полувековой путь, пройденный учением Дарвина и филогенетической морфологией, Северцов пришел к выводу, что создание родословного древа органического мира продвигается успешно, что филогенетическое направление себя не исчерпало и будет развиваться и в дальнейшем. Одновременно он указал новую задачу морфологии — планомерное изучение основных путей и закономерностей эволюционного процесса.

Первоначально Северцов сосредоточился на изучении закономерностей соотношения развития особи и эволюции, а затем перешел к проблеме главных путей эволюции и исследованию типов филогенетических изменений органов. В последние годы жизни Северцов объединяет свои теории филэмбриогенеза, ароморфоза и редукции, учение о типах филогенетических изменений органов и гипотезу эволюции онтогенеза в единой морфологической теории эволюции.

Следующий этап в развитии эволюционной морфологии связан с именем И. И. Шмальгаузена, который осуществил синтез концепций Северцова со своей теорией стабилизирующего отбора и данными экспериментальной эмбриологии и генетики.

**АЛЕКСЕЙ НИКОЛАЕВИЧ  
СЕВЕРЦОВ**  
(1866—1936)



### **Теория филэмбриогенеза**

Оживленная полемика, развернувшаяся вокруг многочисленных филогенетических проблем (палингенезы и ценогенезы, теория гастрей, учение о зародышевых листках, гомология, метод филогенетического исследования и др.), обнаружила недостаточность геккелевских биогенетического закона и теории рекапитуляции для объяснения соотношения онтогенеза и филогенеза. Критика биогенетического закона усилилась, причем она шла как со стороны морфологов, так и со стороны генетиков и представителей экспериментальной эмбриологии. Биогенетическому закону необоснованно противопоставлялись положения о повторении онтогенеза филогенезом (Д. Н. Соболев, 1924), о предварении филогенеза онтогенезом (Л. С. Берг, 1922; О. Шиндевольф, 1937), о повторении онтогенезом прошедших онтогенезов (Л. Берталанфи, 1928); наконец, было выдвинуто утверждение, что онтогенез не повторяет филогенез, но творит его (В. Гарстанг, 1922). По существу дискуссия затрагивала всю проблему соотношения индивидуального и исторического развития.

В 1910 г. А. Н. Северцов выступил с морфологической теорией эволюции, осуществляющейся путем изменения хода онтогенеза (теория филэмбриогенеза). В рамках этой теории получил объяснение и биогенетический закон. Теория филэмбриогенеза восстановила основной принцип дарвиновской концепции соотношения индивидуального и исторического развития — принцип изменяемости в ходе эволюции всех стадий онтогенеза.

Характер преобразования онтогенеза в филогенезе оказывает существенное воздействие на особенности и темп эволюции. Изменение ранних (архаллаксис) и средних (девиация) стадий онтогенеза приводит к значительному повышению скорости эволюции, изменение конечных

стадий (анаболия) дает менее заметные результаты — эволюционные изменения отдельных признаков в специализированных органах, изменение отдельных частей органа и филогенетически молодых признаков.

К модусам филогенетического формообразования относится и неотения, т. е. сокращение онтогенеза за счет выпадения его конечных стадий, когда половая зрелость достигается в раннем возрасте. По мысли некоторых ученых, неотения достаточно широко распространена в эволюции животного и растительного мира и может приводить к возникновению крупных систематических групп (В. Гарстанг, Г. де Бер, Ж. Ро-стан, Б. М. Козо-Полянский, А. Л. Тахтаджян).

Среди явлений онтогенеза, дающих филогенетический эффект, особый интерес вызвали изменения в сроках закладки, а также в темпах развития органов и систем органов (гетерохрония). Эта проблема в эволюционном плане была поставлена еще Ч. Дарвином. Серьезное внимание уделил ей А. Н. Северцов (1912, 1939). В последние годы гетерохрония относят к наиболее существенным способам эволюционного преобразования онтогенеза (Г. де Бер, 1958; Б. Ренш, 1954; А. Ремане, 1956; С. В. Емельянов, 1936, 1968). Оживленно обсуждается вопрос о причинах этого явления.

Теория филэмбриогенеза была создана на материале, добытом при изучении позвоночных. В дальнейшем она подверглась проверке и уточнению и на других объектах — беспозвоночных, растениях, простейших, а также тканях многоклеточных животных. В настоящее время эта теория является самой разработанной морфологической концепцией соотношения индивидуального и исторического развития.

### Эволюция онтогенеза

Последовательная разработка проблемы соотношения индивидуального и исторического развития в рамках эволюционной морфологии привела к постановке проблемы эволюции онтогенеза.

Согласно гипотезе эволюции онтогенеза многоклеточных, которой Северцов дополнил теорию филэмбриогенеза, сами способы филогенетического преобразования онтогенеза изменялись в процессе исторического развития многоклеточных. Первичным типом их эволюции была анаболия; архаллаксия, девиация, гетерохрония относились ко вторичным способам эволюции. Поставив проблему эволюции ценогенезов, Северцов отказался от их противопоставления палингенезам. С позиций теории филэмбриогенеза была подвергнута критике теория надставки и сдвига-ния признаков Геккеля — Вейсмана, при помощи которой пытались объяснить эволюцию онтогенеза.

В дальнейшем проблема эволюции онтогенеза подверглась многоплановому исследованию. Были выдвинуты новые представления о происхождении многоклеточности (А. А. Заварзин, Н. А. Ливанов, Н. Г. Хлопин, Л. Хаймэн, А. В. Иванов).

А. А. Захваткин (1949) предложил детально разработанную гипотезу о путях формирования онтогенеза многоклеточных, отвечавшую на вопрос о происхождении дробления, гастрюляции, о возникновении и эволюции зародышевых листков. Он исходил из допущения, что все основные черты и периоды жизненного цикла многоклеточных представлены в цикле развития их предков — простейших и что колония простейших, размножающихся путем повторного деления (палинтомия), представляет собой наиболее вероятную предшественницу многоклеточных.

На иной основе построена гипотеза А. В. Иванова (1968), согласно которой предками многоклеточных были шаровидные колонии гетеротрофных жгутиконосцев (типа колонии современных воротничковых жгутиконосцев). Дифференциация анцестральной колонии привела, по Иванову, к появлению половых и соматических клеток, главной оси тела и передне-заднего физиологического градиента. Колония превратилась в индивид более высокого порядка — метазоон. Затем путем миграции клеток из периферического слоя внутрь тела возник двуслойный организм. Палинтомия появилась позднее, когда возникли половой процесс и потребность в быстром достижении в онтогенезе определенного организационного уровня. И. И. Мечников, А. А. Захваткин и А. В. Иванов считают, что наиболее древняя форма дробления ведет начало от процесса палинтомии. Согласно же Л. Н. Жинкину (1951), первичным было беспорядочное, асимметричное дробление, из которого возникли вторичные типы дробления и прежде всего спиральный тип.

Был подвергнут обсуждению вопрос о происхождении личиночных форм и метаморфоза. Согласно взглядам И. И. Ежикова (1939), первичным типом развития многоклеточных является метаморфоз. Дальнейшая эволюция онтогенеза протекала в направлении постепенной изоляции некоторых личиночных стадий от среды под защитой яйцевых оболочек, коконов, выводных путей тела матери. Так возник новый тип скрытого развития, или криптометаболия. Убеждение Ежикова в первичности метаморфоза шло вразрез с общепринятыми воззрениями. В эмбриологии господствовало представление о вторичном характере личинки по отношению к другим этапам индивидуального развития. Так, П. П. Иванов (1937) отмечал, что развитие с установкой на личинку является вторичным видоизменением развития с установкой на взрослую форму.

Были созданы хорошо обоснованные схемы основных направлений эволюции эмбрионального развития в пределах отдельных систематических групп (О. М. Иванова-Казас, 1954, 1959), предпринята попытка изучить типы эмбрионального развития и проследить их смену в ходе эволюции (Г. А. Шмидт 1936, 1968); исследовалась эволюция зародышевых приспособлений к наземному развитию у позвоночных животных (А. М. Сергеев 1937, 1943). В. Н. Беклемишев (1925) сделал попытку рассматривать эволюцию развития особи под углом зрения эволюции архитектоники онтогенеза.

Проникновение исторического метода в экспериментальную эмбриологию подвело к изучению эволюции формообразовательных механизмов онтогенеза (Д. П. Филатов, 1939; А. А. Машковцев, 1939).

### Главные направления эволюционного процесса

Вместе с теорией Дарвина утвердилось представление об эволюции, как постепенном прогрессивном повышении организации, как смене «низших» форм высшими. Дарвин поставил проблему прогресса и пришел к принципиально верному, но в то же время весьма общему решению.

Последователи Дарвина предприняли анализ явлений эволюционного прогресса.

Одним из важнейших вопросов в проблеме прогресса является вопрос о критериях высоты организации. Критически оцениваются такие критерии, как принципы дифференцировки (К. М. Бэр), интеграции (Г. Спенсер), уменьшения количества сходных частей и концентрации (Г. Бронн); И. И. Мечников обратил внимание на возможность эволюции без повы-

шения или понижения уровня организации, т. е. помимо прогресса и регресса, ошибочно полагая при этом, что данный тип развития выпадает из сферы действия естественного отбора. По мысли М. Неймайра, прогрессивное развитие в господствующей в данную геологическую эпоху группе животных всегда шло с повышенной интенсивностью. Большое внимание критериям прогресса уделил В. О. Ковалевский. Он указал на наличие в эволюции процессов прогресса и специализации и на факт ускорения темпа прогрессивного развития животного мира. Несмотря на все эти поиски, разработанной концепции прогресса не существовало. Зато получили распространение чуждые дарвинизму представления — механоламаркистская теория ортогенеза (Т. Эймер) и автогенетические воззрения (К. Бойрлен, Е. Дакке, Г. Осборн).

В этих условиях крупным событием явилось создание А. Н. Северцовым (1925) теории ароморфоза, объяснившей с позиций дарвинизма важнейший путь эволюционного развития. По Северцову, прогрессивная эволюция протекает по четырем основным направлениям. Морфофизиологический прогресс (ароморфоз) обеспечивает общее повышение организации, развитие приспособлений широкого значения и, как следствие этого, овладение новой средой обитания. Морфофизиологическое приспособление (идиоадаптация) обеспечивает приспособление к частным условиям обитания. Ароморфозы и идиоадаптации составляют главные направления эволюционного развития. Морфобиологическая дегенерация дает приспособление организма при общем понижении энергии жизнедеятельности. Наконец, ценогенезы обеспечивают приспособительные изменения зародышей. В трех последних случаях адаптация не сопровождается повышением организации (или даже связана с ее понижением), что объясняет факт одновременного существования высокоорганизованных и примитивных форм.

Морфобиологическая теория А. Н. Северцова (1939) послужила основой для многих работ, посвященных изучению путей эволюции живого мира. Она получила подтверждение при изучении путей эволюции беспозвоночных. Н. А. Ливанов (1955) расширил представление о прогрессе, показав возможность перехода от одного пути эволюционного развития, ведущего к специализации и даже дегенерации форм, к другому, возвращающему данную группу к ароморфозу. Положительно решен вопрос о возможности приложения учения об ароморфозе к клеточному уровню организации (Ю. И. Полянский, 1970). Преобразования типа ароморфоза отмечены Полянским в эволюции фораминифер (развитие наружного скелета, возникновение полового процесса, дифференцировка ядер на генеративные и вегетативные), радиолярий (развитие центральной капсулы, дифференцировка цитоплазмы на экто- и эндоплазму) и инфузорий (формирование кортекса — поверхностной зоны цитоплазмы, появление микро- и макронуклеуса, конъюгация).

Изучение эволюции гомологичных органов с количественной стороны привело к формулировке принципа олигомеризации, согласно которому количество гомологичных и функционально однотипных органов у многоклеточных по мере специализации уменьшается. Этот принцип был обстоятельно обоснован В. А. Догелем (1929, 1954), считавшим олигомеризацию одним из основных путей эволюции животного мира. В эволюции простейших существенную роль сыграла, наоборот, полимеризация, т. е. увеличение числа сходных органоидов в теле особи. Такой путь развития вел к появлению полиэнергидных особей, плазмодий и колоний и, в конечном счете, к возникновению многоклеточности (В. А. Догель,

Ленинская премия, 1957). Эти идеи получили дальнейшее развитие в работах Ю. И. Полянского (1965) и С. С. Шульмана (1969).

Распространение полимеризации не ограничивается, однако, миром простейших. Увеличение числа однородных органов встречается и у многоклеточных. В процессе эволюции последних возможна смена олигомеризации полимеризацией (Б. Е. Быховский, 1957). Но если в эволюции многоклеточных преобладают процессы олигомеризации, то эволюция на клеточном уровне организации отличается преобладанием процессов полимеризации (Ю. И. Полянский, 1970).

Все чаще обращаются морфологи к проблемам конвергенции, дивергенции и параллелизма. Правильное понимание сущности и взаимосвязи названных процессов предостерегает от упрощенного объяснения исторической обусловленности многообразия организмов исключительно общностью их происхождения, обогащает представления о закономерностях эволюционного процесса, приближает к созданию наиболее достоверной картины филогенетических отношений, построению научно обоснованной систематики.

Анализу явлений конвергенции и параллелизма посвящены работы О. Абея (1928), А. Н. Северцова (1931) и А. А. Заварзина (1941, 1945, 1947). Было обнаружено широкое распространение параллелизма и показана важность учета этого явления при сравнении признаков различных таксономических групп (Н. И. Вавилов, 1920; Л. С. Берг, 1922) и тканевых структур (А. А. Заварзин, 1934).

Вавилов настаивал на материалистическом объяснении соотношения явлений схождения признаков (конвергенции) и параллельного их развития, доказав несостоятельность попыток Берга использовать факты подобного рода для опровержения учения Дарвина о дивергенции. Знание закономерностей параллельного развития уже оказывает влияние на зоологическую систематику. Примером может служить новая классификация сосальщиков Б. Е. Быховского (1957).

Интерес к морфобиологической теории среди ученых, занятых изучением филогенетических проблем, возрастает. Научно обоснованные филогенетические системы используются биологами самых различных специальностей при решении разнообразных частных вопросов.

При выяснении филогении отдельных групп организмов требовалось истолковать своеобразие закономерностей эволюции высших и низших систематических групп. Качественные отличия видовых признаков от признаков высших таксономических категорий заставили задуматься над спецификой эволюции признаков разного систематического уровня. Знание закономерностей исторического развития организмов, в частности, учение об ароморфозах и идиоадаптациях служит необходимой предпосылкой для решения проблем филогенетики.

### Типы филогенетического преобразования органов

К проблеме главных направлений эволюционного процесса непосредственно примыкает вопрос о конкретных способах первичного филогенетического преобразования органов.

Уже Дарвин выдвинул перед морфологами проблему «способов переходов», форм эволюционных превращений строения и функций органов. Одно из серьезных возражений против теории Дарвина, сформулированных С. Майвартом, состояло в утверждении, будто эта теория не в состоянии объяснить возникновение новых органов. Интересы защиты и развития

эволюционного учения потребовали специального изучения различных форм филогенетических изменений. Предложенный А. Дорном (1875) принцип смены функций снял возражение Майварта. На основании сравнительно-анатомических исследований Дорн пришел к выводу, что новые органы возникают из имеющихся путем смены их первоначальной функции в процессе дифференциации и разделения труда. Вслед за этим был установлен принцип субституции, или замещения органов (Н. Клейненберг, 1886), согласно которому тот или иной орган в течение эволюции может исчезнуть или испытать сильную редукцию, и его функцию начнет выполнять вновь возникший орган (например, опорный осевой скелет низших хордовых — спинная струна — замещается у позвоночных хрящевым или костным скелетом — позвоночником).

Новые пути филогенетического преобразования органов обнаружил Л. Плате (1912). Он указал на возможность приобретения органом совершенно новой функции (принцип расширения функций), а также на явление значительного усиления уже существующей функции, сопровождающееся заметными изменениями в структуре органа (принцип интенсификации функций). Проблема форм перехода была затронута и Ковалевским, который описал такие пути филогенетического преобразования органов, как интенсификация и смена функций, усложнение органа в результате его уподобления другому органу, а также явление субституции и уменьшения числа функций. В 1927 г. Д. М. Федотов обосновал принцип физиологической субституции. Наконец, вся проблема была широко поставлена Северцовым. Он открыл несколько новых принципов филогенетических изменений органов — фиксацию фаз, т. е. закрепление одной из нескольких фаз единой функции, уменьшение числа функций, выпадение промежуточных функций, активацию, иммобилизацию, симиляцию функций, т. е. уподобление сериальных органов животного друг другу и др. Основываясь на представлении о мультифункциональности органов, Северцов рассматривал свое учение о типах филогенетических изменений органов как часть морфобиологической теории эволюции. Он трактовал проблему с общепроизводных позиций, стремясь за морфологическим изменением увидеть его физиологический смысл. Анатомическое изменение органа расценивалось им как способ развития активной функции или пассивного приспособления в полезном для всего организма направлении.

Представления Северцова получили в СССР дальнейшее развитие в 30—60-е годы XX в. А. В. Иванов (1937) создал классификацию органов, объединив в одной категории сходно развившиеся органы, независимо от характера функциональных изменений, лежащих в основе преобразований формы. Каждую категорию органов он тесно связал с принципами их филогенетического изменения. Критическому анализу была подвергнута проблема субституции. П. Г. Светлов (1959) предложил различать три вида субституции — гетеротопные, гомотопные и диваксию. Новый тип филогенетического изменения органов — принцип компенсации функций — был выделен Н. Н. Воронцовым (1963). Под него подошли случаи компенсации функций одного органа данной системы другим органом той же системы. Ранее были открыты ресубституция органов (Д. М. Федотов, 1939), концентрация функций (А. А. Махотин, 1940), соматическая (В. Л. Вагин, 1948) и гистологическая (Е. Д. Логачев, 1957) субституции.

Учение Северцова о типах филогенетических изменений органов было распространено венгерским протистологом Й. Гелеи (1950) на эволюцию



простейших. Он установил существование нескольких типов филогенетических преобразований органоидов у ресничных инфузорий, ранее отмеченных в эволюции органов многоклеточных.

### Учение о редукции органов

Эволюционная теория объяснила не только процессы прогрессивного характера в развитии органического мира, но и явления регресса. Основы научного понимания явлений редукции были заложены Дарвином, который указал на повышенную изменчивость рудиментарных органов как важнейший показатель редукции и объяснил редукцию бесполезностью этих органов, влекущей за собой их выход из-под контроля естественного отбора. В числе причин редукций Дарвин указал неупотребление органов, изменение образа жизни, делающее данный орган бесполезным или вредным, уродства, факторы, воздействующие на ранние стадии онтогенеза.

Позже А. Вейсман предложил для объяснения редукции теорию панмиксии. Эта теория рассматривала редукцию как результат скрещивания особей с разными степенями развития органов, вызывающего усиление тенденции к повышенной изменчивости, ослаблению и дегенерации органов. Окончательное исчезновение органа, подвергающегося рудиментации, наступает, согласно этой теории, вследствие борьбы за существование между детерминантами такого органа и детерминантами нормально функционирующих органов. Не отрицая положительного значения названной теории, ее критики указывали, что она не в состоянии объяснить полную редукцию органов. Получают распространение взгляды на редукцию как изначальное свойство живых существ, предопределяющее образ жизни и место обитания животного. Ортогенетическое объяснение редукции давал Ф. Эггерс (1923, 1938), с позиций неоламаркизма ее истолковывали Л. Плате и А. Паули.

Эволюционная морфология способствовала успешному изучению проблемы редукции на основе дарвинизма. Помогли этому и новые методические подходы к исследованию данного явления. Изучение редуцированных органов у взрослых животных стало дополняться исследованием их онтогенеза (Э. Менерт, К. Петер, А. Н. Северцов), что дало возможность, в частности, обнаружить в развитии редуцированных органов явления аббревиации и ретардации (Э. Менерт, 1898).

Конкретизировались представления о путях и причинах редукции. Так, согласно взглядам Северцова, редукция совершается путем последовательного выпадения конечных стадий развития при уменьшении исходной закладки органа (рудиментация) или путем обратного развития нормально закладывающегося органа до его полного исчезновения (афанизия). Было показано, что редукция может происходить и по промежуточному между рудиментацией и афанизией типу (Д. М. Федотов, 1944), а также выявлено значение для редукции процесса «заимствования тканей» (Б. С. Матвеев, 1934). Была раскрыта зависимость особенностей филогенеза рудиментирующих органов от характера онтогенеза. Для обоснования представлений о редукции был привлечен материал механики развития и генетики, а также теория корреляций. На этой основе была развита широкая концепция, усматривающая причины редукции в прекращении действия естественного отбора и следующем за этим разрушении корреляций, определявших в норме развитие органа (И. И. Шмальгаузен, 1938).

## Проблема корреляций

Основоположник учения о корреляциях Ж. Кювье рассматривал эту проблему в онтогенетическом плане, изучая связи между вполне сформированными органами взрослого организма и телеологически их истолковывая. С появлением эволюционной теории Дарвина возникли предпосылки для филогенетического понимания корреляций. Однако изучение филогении корреляций шло на первых порах довольно медленно. Морфологический эволюционизм не уделял должного внимания этой проблеме, ограничиваясь общим признанием возможности и необходимости эволюционных преобразований коррелятивных систем. С возникновением экспериментальной эмбриологии стал накапливаться материал, свидетельствующий о тесных связях морфогенетических процессов — корреляции развивающихся органов зародыша. Это значительно расширяло представления о взаимозависимости частей и органов, но вместе с тем послужило и поводом для утверждения, будто только экспериментальная эмбриология с ее каузально-аналитическим методом может раскрывать коррелятивные связи.

К изучению филогенетических корреляций относились подчас отрицательно. Проблема целостности оказалась на время узурпированной антиэволюционными течениями различного толка. Неовиталисты во главе с Г. Дришем, представители холизма и идеалистической типологии отстаивали чисто идеалистические представления о сущности целостности. Распространение идеалистических воззрений в биологии явилось в этот период своего рода реакцией на механицизм.

Материалистическая трактовка взаимосвязи органов и их систем в индивидуальном и историческом развитии была восстановлена и получила дальнейшее развитие прежде всего в эволюционной морфологии. С гипотезой корреляций выступил Северцов. Согласно его взглядам, в эволюции наследственно изменяются первоначально лишь немногие признаки организма, а вся организация изменяется вместе с ними коррелятивно. Эта идея Северцова указывала путь для ясного материалистического решения проблемы взаимного приспособления (коадаптации) органов в эволюции.

В 1910 г. Л. Плате впервые разграничил онтогенетические и филогенетические корреляции; последним Северцов дал наименование координаций. Были предложены различные классификации корреляций (Л. Плате, 1910; Б. А. Домбровский, 1926; А. Рындзюнский, 1939; И. И. Шмальгаузен, 1938, 1939, 1946). Изучению подверглась эволюция самих типов коррелятивных связей между органами (А. Рындзюнский, 1939).

### Синтез эволюционной морфологии, экологии, генетики и экспериментальной эмбриологии

Северцовская концепция филогенетических закономерностей эволюционного процесса носила преимущественно морфологический характер. Это было неизбежно в эпоху, когда дарвинизм, генетика и экспериментальная эмбриология развивались в известной степени изолированно, когда условия для их творческого контакта еще только формировались. Однако уже во второй четверти XX в. некоторые наиболее дальновидные биологи начали сознавать, что без такого контакта дальнейший прогресс теории эволюции немыслим. Намечая перспективы построения «полной теории эволюции», Северцов (1935) писал: «Нам думается, что в ближайшее время, на основании наших исследований, к созданию такой теории должны будут подойти, базируясь на своих исследованиях, экологи, генетики



**ИВАН ИВАНОВИЧ  
ШМАЛЬГАУЗЕН**  
(1884—1963)

и механики развития. Созданная ими теория будет, вероятно, вторым приближением к полной теории эволюции»<sup>1</sup>. Действительно, после успешного опыта соединения дарвинизма и генетики в начале второй четверти XX в. на этот путь вступили многие ученые.

Одна из первых попыток синтеза эмбриологии, генетики и эволюции принадлежит Г. де Беру (1930). Проблема прогрессивной эволюции в свете теории мутаций была рассмотрена Н. К. Кольцовым (1933), оттенившим значение неотении в эволюции животного мира. Влияние филогенетических изменений, порождаемых мутациями, на различные этапы индивидуального развития было исследовано Б. Реншем (1960). Он принимает модусы филэмбриогенеза Северцова, оговариваясь, однако, что понятия анаболии, девиации и архаллаксиса нуждаются в уточнении, так как не совсем ясно, где проходят границы между ранними, средними и поздними стадиями. Возможность контактов между эволюционной морфологией, генетикой и механикой развития была продемонстрирована С. Н. Боголюбским (1933), А. А. Машковцевым (1939) и Н. И. Драгомировым (1948).

После появления работ Северцова «Главные направления эволюционного процесса» (1925) и «Морфологические закономерности эволюции» (1931, русское издание 1939) интерес к проблеме прогресса в биологии продолжал нарастать. Дж. Хаксли (1942, 1954), опираясь на принцип естественного отбора, рассматривал биологический прогресс как процесс последовательного усложнения организации, критериями которого является нарастание сложности, общее повышение жизнедеятельности, появление новых форм. Дж. Симпсон (1944) подразделил прогресс на не-

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Модусы филэмбриогенеза.— Собр. соч., т. III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945, стр. 523.

сколько процессов — микро-, макро- и мегаэволюцию. По мнению В. Франца (1951), главным путем эволюции является биотехнический прогресс, сопровождающийся повышением коэффициента полезного действия всей жизнедеятельности организма. Г. де Бер отвел ведущую роль в эволюции педоморфозу. Б. Ренш (1954) выделил два направления надвидовой эволюции — процесс прогрессивного развития родословного древа в целом и прогресс в пределах его главных ветвей. Ныне существование двух главных типов эволюционного развития считается установленным достаточно твердо (Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков, 1969). Северцов назвал их ароморфозом и идиоадаптацией. Были предложены и другие аналогичные понятия. Среди них наибольшее распространение получили термин арогенез, близкий по смыслу ароморфозу, и аллогенез, равноценный идиоадаптации.

Прямым продолжением и развитием учения Северцова явилась концепция И. И. Шмальгаузена, которому удалось наиболее последовательно и полно осуществить предсказанный Северцовым синтез эволюционной морфологии, генетики и экспериментальной эмбриологии.

Представление о преобразовании корреляционных систем в филогенезе, созданное Северцовым, получает у Шмальгаузена дальнейшее развитие.

Исходя из признания двух типов зависимостей — корреляций (по терминологии Шмальгаузена, взаимодействий) и координаций, Шмальгаузен дал детальный анализ типов и роли коррелятивных зависимостей в онтогенезе и филогенезе. В индивидуальном развитии он различал три типа корреляций: геномные корреляции, определяемые наследственными факторами развития; морфогенетические корреляции, связанные с внутренними факторами и проявляющиеся через передачу веществ или возбуждения непосредственно от одной части к другой; эргонтические корреляции, обусловленные функциональными зависимостями между уже сформировавшимися частями и органами.

Корреляционные механизмы возникали и усложнялись в процессе эволюции в соответствии с перестройкой всей организации животных. На простом геномном основании постепенно возникали более сложные надстройки — морфогенетические и, наконец, эргонтические типы связей.

Взаимосвязи координированно эволюционирующих органов изменяются по-разному. В случае биологических координаций меняются соотношения между органами, которые в онтогенезе не были связаны корреляционно. При динамических координациях меняются соотношения между органами, которые в онтогенезе объединяются эргонтическими и морфогенетическими корреляциями. Эволюционная перестройка организации, протекающая на основе биологических и динамических координаций, сопровождается постепенным накоплением приспособлений наиболее общего характера; при этом формируются основы самой общей организации, которые поддерживаются известной стойкостью пространственных соотношений между наиболее существенными органами. Стойкость общей организации относительна. Положение, величина и форма частей и соотношение между ними подвержены изменениям через топографические координации в рамках мало изменяемой канвы — общего плана строения данной группы животных.

В 30—40-е годы XX в. Шмальгаузенем была предложена концепция эволюции онтогенеза, опирающаяся на эволюционную морфологию, экспериментальную эмбриологию и генетику. По этой концепции, эволюционной перестройке подвергаются все процессы онтогенеза, начиная с

организации яйца и первых дифференцировок. Среди перестроек наиболее существенное значение имеют общее усложнение процессов онтогенеза, тенденция к удлинению периода эмбрионального развития, накопление процессов регуляторного характера. Эволюция онтогенеза предполагает перестройку существующей системы корреляции. По этой причине шире всего в эволюции распространена анаболия, в наименьшей степени затрагивающая эту систему. Эволюция корреляционных систем сопровождается возникновением регуляторных механизмов, защищающих организм от неблагоприятных воздействий внешней среды.

Эволюция интеграционных механизмов онтогенеза совершалась по пути надстройки над наиболее древним типом формативных связей, т. е. градиентными отношениями, новых систем — индукционных влияний, эндокринных воздействий и, наконец, высшего интеграционного механизма — нервной системы.

Шмальгаузен (1934, 1939, 1969) внес существенные уточнения в предложенную Северцовым классификацию главных направлений эволюции и в большей мере сблизил теорию филэмбриогенеза с учением об адапциоморфозе. Шмальгаузен различал шесть типов эволюционного развития: алломорфоз — наиболее распространенный тип, который не влечет за собой значительного преобразования организации; телеморфоз, при котором связи организма со средой ограничиваются и организм специализируется; катаморфоз, при котором в связи с дегенерацией, или недоразвитием, организм переходит к более простым соотношениям со средой; гипоморфоз, при котором организм достигает половой зрелости в среде, ранее характерной только для его личинки; гиперморфоз, при котором происходит нарушение координаций со средой и одностороннее переразвитие организма; ароморфоз — образующий узловые точки эволюции, достижение более высокого уровня организации. Осуществление того или иного конкретного направления адаптациоморфоза сопряжено, по Шмальгаузену, с перестройкой определенной системы корреляций в онто- и филогенезе. Лишь направления типичного морфо-физиологического прогресса — ароморфоз и алломорфоз — стоят в зависимости от усложнения системы координаций. Остальные типы адаптациоморфоза связаны только с более или менее глубоким разрушением существующей системы координаций.

Значение эволюционной морфологии не исчерпывается обобщениями, созданными в пределах самого этого направления. Эволюционная морфология оказала глубокое влияние на многие биологические дисциплины — гистологию, анатомию, эмбриологию, палеонтологию, физиологию (растений и животных), морфологию растений и биохимию. Влияние установок эволюционной морфологии сказалось также на формировании теоретических основ медицины.

Эволюционная идея, восторжествовав во многих областях биологии, долгое время не находила широкого применения в гистологии. Объясняется это прежде всего тем, что гистология развивалась преимущественно в системе медицинских наук, отдавая много внимания проблематике, близкой интересам медицины.

Существенное значение имели также специфика объема исследования — тканей, обнаруживающих конвергентное сходство у животных, относящихся к далеким систематическим группам, и недостаточная изученность тканей, их гистогенеза.

Систематическое изучение закономерностей эволюции тканей началось в первой трети XX в. Основы эволюционной гистологии были заложены преимущественно в СССР, в первую очередь трудами двух научных школ, возглавлявшихся А. А. Заварзиным и Н. Г. Хлопиным. Предпосылками к формированию эволюционного направления в гистологии послужили: исключительный интерес к проблемам эволюции, достижения в изучении морфологических закономерностей эволюции и успехи в развитии самой гистологии в СССР, связанные, в частности, с применением экспериментального метода, позволившего обнаружить широту потенций тканевых структур.

Первые попытки использования эволюционного принципа для выяснения происхождения тканевых структур относятся ко второй половине XIX в. (А. И. Бабухин, 1869; Э. Геккель, 1874, 1885; К. Гегенбаур, 1898) и началу XX в. (С. Мольер, 1909; В. Держинский, 1911; А. Максимов, 1915). Эти попытки привели к возникновению разных точек зрения. Так, Геккель выражал уверенность в том, что биогенетический закон и в гистологии может служить руководящим принципом, в то время как В. Эбнер (1911), не отвергая в целом применимость эволюционной теории к гистологии, считал невозможным непосредственное использование гистологами биогенетического закона и высказал убеждение, что существующие методы изучения филогенетических отношений организмов не могут безоговорочно переноситься в гистологию. Эбнер выразил, по-видимому, взгляды большинства гистологов своего времени. Характерно, что до последнего времени гистологи на Западе избегали ставить кардинальные эволюционные проблемы.

Советские морфологи подошли к изучению эволюции тканей, опираясь на теорию филэмбриогенеза (А. Н. Северцов), теорию параллелизма гистологических структур (А. А. Заварзин) и теорию дивергентной эволюции (Н. Г. Хлопин).

## Теория параллелизма гистологических структур

Теория параллелизма гистологических структур Заварзина, разрабатывавшаяся в 20—40-х годах, покоится на широком общепаразитоологическом основании. Совершенствуя методологическую основу теории, Заварзин в конечном счете принял, что в основе развития тканей в филогенезе лежит опосредованное организмом действие на них внешней среды, единство формы и функции и их обусловленность эволюционным процессом. Проблема происхождения тканей ставится как проблема происхождения первичного многоклеточного организма и причин его тканевой дифференцировки. Согласно теории параллелизма, филогенетически наиболее древние типы тканей — поверхностная (пограничная) и ткань внутренней среды — возникли одновременно, знаменуя появление у многоклеточных организмов дифференцированных тканей. Коррелятивные функциональные отношения, связывавшие первичные ткани, определили дальнейшую эволюцию эпителиальной и соединительной тканей. Тканевая дифференцировка обеспечивает основные элементарные функции многоклеточного организма (пограничность, реактивность, движение), которые сохраняют свое сходство, несмотря на дивергентный характер эволюции видов. Другими словами, дивергентное развитие видов сопровождается параллелизмом в филогенетическом развитии тканей. Это дало основание подвести под разделение тканей теоретическую базу в виде закона параллельных рядов тканевой эволюции.

Заварзин проследил эволюцию нервной системы, крови и соединительной ткани. Согласно его воззрениям, низшие представители губок и кишечнополостных не обладают строго закрепленной тканевой дифференцировкой. Лабильность ее у губок отражает тот этап филогенеза Metazoa, на котором формировалась первая тканевая дифференцировка. У высших представителей типа губок эта лабильность значительно уменьшается. В процессе становления ткани внутренней среды у губок в качестве ее основных элементов выделяются свободные амебоциты. Значительную эволюцию в пределах типа губок претерпевают скелетные образования. Кишечнополостные, по мнению Заварзина, не являются в строгом смысле двуслойными, чисто эпителиальными существами. У высокоорганизованных представителей этого типа, например, коралловых полипов и гребневиков, обнаруживается соединительная ткань. Ткани внутренней среды достигают еще более отчетливого развития у актиний. Отмеченные эволюционные сдвиги находят отражение в эмбриогенезе в виде зачаточной закладки мезодермы на поздних стадиях. Таким образом, в онтогенезе губок, так же как и у кишечнополостных, имеет место отражение того филогенетического процесса, который был пройден тканями внутренней среды от совокупности простых универсальных амебоцитов до дифференцированного состояния. Процесс этот совершался в пределах обоих типов параллельными рядами. Сущность филогенетического усложнения крови и соединительной ткани высших Metazoa состоит в эволюционном расщеплении первичной гистологической структуры.

Этим же путем шла эволюция туловищного мозга. Первый этап ее характеризовался отсутствием подразделения нервной системы на отделы (так организована, например, нервная система у современных кишечнополостных). Вслед за этим с началом цефализации нервной системы и ее подразделения на соматическую и висцеральную в ней образовались специализированные отделы; при этом туловищный мозг имел диффузный характер, а двигательные нейроны несли одновременно и ассоциативную





**АЛЕКСЕЙ АЛЕКСЕЕВИЧ  
ЗАВАРЗИН**  
(1886—1945)

функцию. Затем совершился переход от двучленной рефлексорной системы к трехчленной, вероятно, путем расщепления поливалентного нейрона на два — ассоциативный и моторный. Далее эволюция шла в сторону локализации ассоциативного аппарата; туловищный мозг продолжал усложняться, начиная с дифференцировки на двигательную, чувствительную и ассоциативную области.

Итак, по мнению Заварзина, развитие тканей не подчиняется ни биогенетическому закону, ни закономерностям дивергентной видовой эволюции. Вместе с тем, Заварзин признавал, что вскрытые им закономерности тканевой эволюции — это частные закономерности, подчиненные общим законам эволюции видов.

### **Теория дивергентной эволюции тканей**

Согласно теории дивергентной эволюции тканей, историческое преобразование последних подчиняется тем же основным закономерностям и идет теми же основными путями, что и эволюция видов, но имеет свою специфику. Дивергентное развитие организмов открывает неограниченный простор многообразию форм. Дивергентная же эволюция тканей возможна лишь в известных пределах, очерченных четырьмя основными типами тканей, соответствующими их четырем главным функциям. По представлениям Хлопина (1946), из первичных примитивных тканей (типа эктодермы и энтодермы кишечнополостных) возникли первые специализированные ткани — кожный, кишечный эпителий, соединительнотканые структуры, нервная ткань. Эволюируя в разных направлениях, эти ткани продолжали сохранять известную общность. Последнее обстоятельство не исключало, однако, случаев глубоких эволюционных превращений,

**НИКОЛАЙ ГРИГОРЬЕВИЧ  
ХЛОПИН**  
(1897—1961)



предопределивших переход ткани одной группы в другую. Так, например, новые мышечные ткани позвоночных образовались из целомического и эпидермального эпителиев, элементов соединительной ткани и т. д. При этом иногда возникали ткани, не укладывавшиеся в четыре традиционные тканевые группы (у позвоночных это — нейроглия, хрусталик, эндокринные и электрические органы и т. п.). Что касается параллельного и конвергентного развития, то эти явления Хлопин объяснял общими свойствами живого субстрата, прежде всего свойствами белковых тел, обусловленных кровным родством организмов, а также общностью механических и физико-химических условий существования на Земле и особенностями внутренней среды организмов. Филогенез тканей, по Хлопину, отражается в их онтогенетическом развитии, а морфологические закономерности в известной мере проявляются и на тканевом уровне. Он обнаружил, что это относится, в частности, к принципам интенсификации, разделения и смены функций. На этом основании Хлопин строил свою филогенетическую систему тканей. Одновременно он отмечал особенности тканевой эволюции: значительно более низкие темпы изменений и большее постоянство цито- и гистологических признаков по сравнению с видовыми.

Теория дивергентной эволюции была призвана раскрыть направления тканевой эволюции, но не касалась проблемы движущих сил этого процесса. Хлопин поставил данный вопрос, указав на недостаточность простого декларирования того, что развитие тканей есть адаптивный процесс, обусловленный изменением условий среды.

## Теория филэмбриогенеза в гистологии

Попытки приложения учения А. Н. Северцова (см. главу 19) к эволюции тканей были сделаны А. В. Румянцевым и А. Г. Кнорре.

А. В. Румянцев (1958) исходил из принципа общности закономерностей, которым подчинена эволюция организма, органов и тканей. При изучении эволюции хрящевой и костной ткани он руководствовался методом филэмбриогенеза. Выбор именно этого метода исследования был продиктован рядом соображений. В гистологии не мог найти применение метод тройного параллелизма. Гистологу доступен только онтогенез тканей, так как палеонтологический критерий по понятным причинам может использоваться в гистологии в единичных случаях. Метод сравнительного анализа гистологических структур, обнаруживающих параллелизм в эволюционном развитии, не универсален; он не оправдывает себя при изучении эволюции тканей в пределах типа. У животных, принадлежащих к одному типу, тканевые системы скоррелированы настолько прочно, что их эволюционные преобразования на ранних стадиях приводят к гибели. Усложнение гистогенезов в эволюции происходит посредством надставки конечных стадий (анаболия). Следовательно, путем установления тканевых рекапитуляций можно проследить эволюционные преобразования тканей.

Метод филэмбриогенеза, применение которого Румянцев строго ограничил пределами типа, позволил ему обнаружить, что эволюция хрящевых структур и костной ткани у позвоночных шла по способу анаболии, а также развить представление об эволюции скелетогенной ткани и соотношении между хрящевой и костной тканями в филогенезе.

Анализ некоторых проблем эволюции тканей в свете теории филэмбриогенеза Северцова был проведен Кнорре в 1946—1966 гг. путем изучения гистогенетических рекапитуляций. Кнорре различает несколько типов таких рекапитуляций. К первому из них он относит повторение органом в онтогенезе тканевого состава соответствующего органа предков, примером чему может служить рекапитуляция осевым скелетом высших позвоночных последовательно осевого скелета бесчерепных и низших рыб (гистологические рекапитуляции в органогенезе). Ко второму типу принадлежат случаи прохождения определенной тканью тех же стадий дифференцировки, какие были пройдены в филогенезе (собственно гистогенетические рекапитуляции). Например, при дифференцировке эпидермиса млекопитающих железы, возникая из недифференцированного в железистом направлении эпителия, рекапитулируют ход своей эволюции. Третий тип (элементарные рекапитуляции) включает случаи повторения клеткой или другим элементом ткани этапов их филогенеза (например, последовательное появление отростков нейрофибрилл, тигроида и утеря способности к митотическому делению при дифференцировке нейрона повторяют этапы его филогенеза). Наконец, к четвертому типу относятся гистогенетические эмбриорекапитуляции, т. е. рекапитуляция признаков эмбрионального гистогенеза предков, и рудимент-рекапитуляции — повторение гистологических структур, свойственных взрослым анцестральным формам. Кроме того, Кнорре выделяет в особую группу гистогенетические атавизмы.

Не ограничиваясь классификацией гистогенетических рекапитуляций, Кнорре сделал попытку дать теоретическое освещение этой проблемы. Исходными принципами послужили ему при этом положение Геккеля о филогенетической обусловленности процессов онтогенеза и теория филэмбриогенеза. Гистогенетические рекапитуляции, по представлению Кнорре,

связаны с физическими, химическими и биологическими свойствами зиготы и бластомеров, возникающих при дроблении. Полнота рекапитуляции находится в зависимости от филогенетического возраста данного признака (чем древнее признак, тем она меньше), гистогенетических гетерохроний, гетеротопий, архаллакисов, девиаций и т. д. Гистогенетические рекапитуляции подчиняются не столько биогенетическому закону, сколько закону Бэра, так как при тканевой дифференцировке вначале возникают признаки общих тканевых типов, затем специальных видов ткани и, наконец, ее частных элементов. Важная роль отводится гистоархаллакису. Именно этим путем, по предположению Кнорре, возникла мезодерма.

Роль исторического метода в гистологии показана Я. А. Винниковым (1958, 1959) на примере органов чувств позвоночных. Рекапитуляционные моменты, наблюдающиеся в онтогенезе последних, позволили восстановить картину эволюции анализаторов. Было установлено также, что филогенез накладывает отпечаток не только на гистологическую структуру, но и на гистофизиологию и гистохимию органов чувств. Значение гистологического исследования как для познания эволюции тканей, так и для изучения эволюции форм целостных организмов на макро- и микроинтервалах исторического времени отмечено Н. Л. Гербильским (1961).

### **Проблемы меторизиса и гетерохронии. Реактивность и пластичность тканей в онто- и филогенезе**

Важное место в представлениях об эволюции тканей занял принцип меторизиса, впервые сформулированный В. М. Шимкевичем (1908). Применительно к тканям этот принцип рассматривался Н. Г. Хлопиным (1935, 1946), С. И. Щелкуновым (1958). В наиболее общей форме данный вопрос поставлен А. Г. Кнорре и В. П. Михайловым (1959, 1961). Под меторизисом они понимают филамбриогенетический процесс фронтального перемещения границ между соседними зачатками. Им удалось проследить пути, по которым осуществляется меторизис, причинно связав это явление с адаптивным характером метористических процессов, идущих под контролем естественного отбора, а также биохимическими и физическими факторами, обуславливающими смещение границ между зачатками.

Явление гетерохронии в развитии тканей привлекло внимание С. И. Щелкунова (1958, 1961). Он считает принцип гетерохронного развития основной закономерностью провизорных и дефинитивных тканей, проявляющейся на всем протяжении онтогенеза и отражающей общие черты организации и адаптивные реакции организма. Щелкунов обнаружил раннее и ускоренное развитие провизорных тканей позвоночных и человека по сравнению с дефинитивными структурами, что отражает в известной мере порядок филогенетического развития.

Попытку подойти к проблемам гисто- и цитологии с эволюционных позиций предпринял также английский гистолог Э. Н. Уилмер (1960). Он привлек при этом довольно широко данные биохимии, физической и коллоидной химии и цитофизиологии. Уилмер выделяет основные клеточные типы — механобласты и амеобласты, каждый из которых, по его мнению, способен дать начало остальным гистоструктурам. Свои представления он резюмирует в виде схемы вероятного генеалогического древа тканей позвоночных.

Среди проблем эволюционной гистологии выделяется проблема реактивности и пластичности тканей в онто- и филогенезе. Представление о тканях как структурах, способных к широким превращениям, современ-

ной наукой отвергается, так как историческая детерминированность природы тканей обеспечивает преемственность в развитии клеточного материала различных тканевых типов и одновременно кладет определенный предел реактивности и пластичности тканей (С. И. Щелкунов, 1961).

Вскрытие закономерностей эволюции тканей — рекапитуляция филогенеза в гистогенезах, параллелизм и конвергенция в эволюции тканей, подчинение филогенетического развития тканей общему принципу дивергенции, предложенные филогенетические системы тканей — все это новые важные вехи на пути более полного познания процесса эволюции.

Интересы дальнейшего успешного развития эволюционного направления в гистологии требуют ныне, как это признают и некоторые морфологи (А. А. Браун, В. П. Михайлов, 1958), построения единой концепции эволюции тканей на основе творческого синтеза теорий Заварзина и Хлопина, учения Северцова о морфологических закономерностях эволюции и всего богатства фактов и обобщений, составляющих прочный фундамент эволюционной гистологии.

## Глава 21. ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ

### Истоки эволюционной биохимии

Продолжительное время эволюционное направление в биохимии развивалось значительно медленнее, чем эволюционная морфология животных. Объясняется это в первую очередь трудностями методического порядка. Однако в последние десятилетия XX в. положение заметно изменилось. Изучение кардинальных вопросов эволюции важнейших биохимических структур, процессов и обмена веществ в целом благодаря прогрессу знаний о тонкой структуре клетки, успехам генетики и молекулярной биологии встало на прочную экспериментальную основу.

Истоки эволюционной биохимии относятся к XIX в. Уже Ч. Дарвин в 1837—1838 гг. обдумывал проблему происхождения жизни и закономерностей прогрессивной эволюции простейших жизненных форм. Позже он использовал данные о единстве химического состава живых организмов при обосновании общности происхождения органического мира. Теория эволюции дала стимул к поиску связей между химическим составом организмов и их систематическим положением (Е. Аббот, 1886, 1887; Е. А. Шацкий, 1889). Так, например, оказалось, что алкалоиды составляют принадлежность высокоразвитых форм и растения, занимающие более высокое систематическое положение, вырабатывают более сложные алкалоиды. Справедливо указывалось, что биохимия может дать морфологам-систематикам вспомогательный материал для суждения о филогенетической близости форм (М. Гресхов, 1893). Значение эволюционного принципа для биохимии было отмечено А. Я. Данилевским (1894). Г. Галлир (1913) высказался за превращение биохимии растений в теоретическую науку, способную проникнуть в закономерности онтогенеза и филогенеза сложнейших органических веществ и судить о генеалогических отношениях растений. Основываясь, например, на наличии у представителей рода *Cappua* вещества аукубина, он отнес этот род к семейству *Cornaseae*. Обширный фактический материал, касающийся распространения различных химических веществ в растительном мире и их содержания в пределах вида (с учетом систематического положения последнего) можно найти в трудах Ф. Чапека (1913, 1920) и К. Вемера (1929, 1931). Устанавливается видовая специфичность формы кристаллов гемоглобина крови различных видов позвоночных (Ф. Кунде, 1852; В. Прейер, 1871).

В качестве систематического признака у растений был изучен такой признак, как кристаллические отложения шавелево-кальциевой соли в листьях представителей двух семейств — *Anonaceae* и *Violarieae* (И. П. Бородин, 1891).

Большой интерес был проявлен к пигментам, изучение которых, как правило, связывалось с решением филогенетических вопросов. Примером таких исследований может служить работа Г. А. Надсона (1893—1895), в которой была показана близость пигментов ряда растений и высказано предположение о сходстве растительных и животных пигментов. В пользу единства растительного и животного мира свидетельствовало химиче-

ское и физиологическое сходство хлорофилла растений и гемоглобина животных, установленное М. Б. Ненцким, Е. Шунком и Л. Мархлевским.

Разнообразные данные из области биохимии и смежных разделов биологии были систематизированы А. С. Щепотьевым (1910), по-видимому, в первой обобщающей работе в области эволюционной биохимии<sup>1</sup>. В ней рассматривался широкий круг проблем: от сущности эволюции, причин появления новых признаков, изменчивости, наследственности до констатации существования химических различий между видами и объяснения биогенетического закона Геккеля. Примечательно, что главную роль в передаче наследственных свойств Щепотьев отвел нуклеиновым кислотам<sup>2</sup>. Предвосхищая современные представления, он писал: «Непрерывным при... развитии является... не вещество, которое постоянно меняется..., а способность его делать посторонние стереохимические комплексы подобными своей соответствующей биологической структуре, вследствие чего у потомков сохраняется как внешняя форма, так и свойства предков»<sup>3</sup>.

### Эволюционная биохимия в 20—40-х годах XX века

В рассматриваемый период накопление конкретного сравнительно-биохимического материала пошло более быстрыми темпами. Получила значительное развитие химическая эмбриология (Дж. Нидхэм, 1931; Ж. Браше, 1944). В сравнительном плане обобщаются данные по изучению регуляции осмотического давления у животных, метаболизма азота, респирации и других явлений (Э. Болдуин, 1937). С 20-х годов прогресс эволюционной биохимии ускоряется в результате усилий, направленных на решение проблемы происхождения жизни на Земле (А. И. Опарин, 1924; Дж. Холдейн, 1929). Представления о закономерностях биохимической эволюции были обогащены В. И. Вернадским, которому удалось вскрыть глобальные закономерности эволюции биосферы, включая эволюцию химических элементов (см. главу 27). Вопросы сравнительной биохимии оказались в центре внимания ряда научных школ. Например, изучается распределение карнозина и анзерина в животном мире (В. С. Гулевич), биохимия мышечного сокращения, фосфорный и углеводный обмены в мышцах на разных этапах филогенеза животного мира (Е. М. Крепс) (см. главу 6). Серия работ по сравнительной физиологии секретина и пищеварительных ферментов (трипсина и пепсина) была проведена в 30-е годы П. А. Коржуевым. Изучаются дыхательные пигменты у беспозвоночных и позвоночных (Дж. Баркрофт, 1928) и солевой состав крови у форм разного филогенетического уровня развития (А. Маккаллум, 1926). Обнаружилась закономерность в распределении фосфагенов в животном мире: оказалось, что у первичноротых в мышцах содержится только аргининовый фосфаген, у вторичноротых — креатиновый фосфаген, а у низших вторичноротых (иглокожие, кишечножаберные) — оба эти вещества (Дж. Нидхэм, 1932; Е. М. Крепс, 1935).

Биохимическое подтверждение получил вывод А. О. Ковалевского о принадлежности ланцетника к хордовым: у ланцетника был обнаружен фосфаген (креатин-фосфат), который считался исключительной принадлежностью позвоночных. Вслед за этим было показано, что в мышцах

<sup>1</sup> А. Щепотьев. Исследования над низшими организмами. СПб., 1971, стр. 261—299.

<sup>2</sup> А. Щепотьев. Биохимические основы эволюции.— В сб. «Новые идеи в биологии». Сб. 5. Биохимия. СПб., 1914, стр. 5—58.

<sup>3</sup> А. Щепотьев. Исследования над низшими организмами, стр. 282.



беспозвоночных содержится родственное соединение — аргинин-фосфат, выполняющее ту же роль, что и креатин-фосфат в мышцах позвоночных.

Удалось выявить закономерности в распределении некоторых масел среди растений и зависимость состава масел в растениях от географического происхождения последнего (С. Л. Иванов, 1914 и позднее). По Иванову, близкородственные виды располагают большим числом общих биохимических признаков, чем виды, состоящие в более отдаленном родстве; физиолого-химические признаки растений эволюируют и ряды химических веществ в пределах родов и семейств отражают пути этой эволюции. Полувековой опыт изучения закономерностей превращения веществ в онто- и филогенезе растений накоплен А. В. Благовещенским. Им исследовано содержание в цветковых растениях алкалоидов, эфирных масел, ферментов и белков. Обобщая большой материал, Благовещенский (1950, 1966) установил, что филогенетически более древние систематические группы растений характеризуются тенденцией к образованию богатых замкнутыми гомоциклическими или гетероциклическими группировками соединений, а филогенетически молодые группы — образованием преимущественно соединений с открытыми углеродными цепями. Развитие организмов как в онто-, так и в филогенезе сопряжено с падением их энергетического потенциала. Ферменты филогенетически древних форм обладают более высокой энергией активации катализируемых ими реакций, чем ферменты вышестоящих форм. Филогенетическим признаком является и степень специализированности обмена веществ: она тем сильнее выражена, чем филогенетически древнее группа. Эволюция в сторону снижения энергетического уровня не составляет непреодолимого препятствия для дальнейшего прогресса. Подъем на новую, более высокую энергетическую ступень осуществляется в ходе биохимической эволюции через своеобразный ароморфоз (арохимоз, по Благовещенскому).

Диапазон закономерностей биохимической эволюции был расширен В. И. Ниловым (1933, 1934), обнаружившим параллелизм в развитии химических процессов. Эту открытую им закономерность Нилов подчинил закону гомологических рядов Н. И. Вавилова (см. главу 2).

Широкую известность приобрели исследования Дж. Нидхэма (1930, 1931), в которых обосновывалась возможность приложения к биохимическим структурам теории рекапитуляции. Нидхэм показал, что в процессе эволюции белковый распад претерпел изменения: у морских беспозвоночных конечным продуктом азотистого обмена является аммиак, у рыб и амфибий — мочевины, а у рептилий и птиц — мочева кислота. Между тем, как считал Нидхэм, куриный эмбрион проходит все эти этапы: первоначально он ведет себя как аммонотелический организм (подобно иглокожим), затем как уреотелический (подобно амфибиям), и, наконец, как урикотелический.

Эволюционно-биохимическими исследованиями было выявлено, что биохимические системы, причастные к основным проявлениям жизнедеятельности, обнаруживают общий план строения в пределах широкого ряда животных форм. Так, универсальным механизмом оказался биохимический механизм сокращения мышечных волокон. Как было показано В. А. Энгельгардтом и М. Н. Любимовой (1940), источником энергии для работы мышц является аденозинтрифосфат (АТФ), связи двух фосфатных остатков в котором богаты энергией. Дальнейшие исследования показали, что любой сократительный акт или движение, свойственные живым существам (животным и растениям), вплоть до перемещения хромосом при митозе и движении спермиев, осуществляются за счет энергии АТФ.

«Бесчисленные факты..., — писал Холдейн, — указывают, что раскрываемые эволюционной теорией родственные отношения внутри растений и животных распространяются в одинаковой степени как на химические особенности, так и на структурные»<sup>1</sup>. Холдейн поставил в один ряд со сравнительной анатомией и эмбриологией биохимию как науку, которая дает возможность устанавливать родственные отношения организмов и с известной вероятностью определять направление их эволюции.

В 1944 г. М. Флоркэн предпринял попытку систематизировать некоторые данные, подтверждающие биохимическую сторону эволюции. В небольшой книжке, озаглавленной «Биохимическая эволюция», он с разной степенью полноты рассмотрел проблемы единства биохимического плана животных, биохимических различий, эволюции ряда биохимических структур и механизмов (перенос кислорода, электронов и фосфата, осмотическое давление жидкости внутренней среды, гемоглобин и т. д.), направления эволюции биохимических структур в разных филогенетических ветвях, а также вопросы биохимической адаптации, рекапитуляции и др. Согласно Флоркэну, биохимическая эволюция осуществляется путем приобретения нового компонента, выполняющего новую роль за счет модификации ранее существовавшей в организме молекулы или за счет приобретения старым компонентом новых функций (например, мочевины у акул — она не выводится из организма, а приобретает значение фактора, поддерживающего осмотическое давление внутренней среды).

### Эволюционная биохимия в 50—60-х годах XX века

Положение эволюционной биохимии существенно изменилось за последнюю четверть века: к ней обращается все большее число крупных биохимиков, возросло количество работ по различным вопросам сравнительной и эволюционной биохимии растений и животных. Благодаря успехам, достигнутым в разработке теории возникновения жизни, эволюционно-биохимическая проблематика по инициативе А. И. Опарина (Ленинская премия, 1974) стала предметом обсуждения на международных симпозиумах, конференциях и конгрессах. В 1957 г. в Москве состоялся Международный симпозиум, посвященный проблеме возникновения жизни на Земле. В 1961 г. в рамках V Международного биохимического конгресса был впервые организован специальный симпозиум по эволюционной биохимии. В 1963 г. во Флориде (США) собралась конференция по происхождению предбиологических систем. В 1966 г. во Франции состоялся симпозиум по биогенезу; в 1966 г. специальная сессия Отделения Академии наук СССР была посвящена абиогенезу и начальным стадиям эволюции жизни. В 1969 г. на конференции европейских биохимических обществ в Мадриде состоялся colloquium по эволюционной биохимии<sup>2</sup>.

В СССР с 1965 г. издается «Журнал эволюционной биохимии и физиологии». Все чаще появляются обобщающие исследования в виде сборников статей и монографий. По убеждению Дж. Бернала, эволюционная биохимия «представляет интерес не только сама по себе и не только в силу неопределенного значения ее изучения для жизни и здоровья человека, но и как

<sup>1</sup> Дж. Б. С. Холдейн. Факторы эволюции. (Пер. с англ.) М.—Л., Биомедгиз, 1935, стр. 5, 6.

<sup>2</sup> При АН СССР существует Научный совет по проблемам эволюционной биохимии и возникновения жизни, объединяющий многочисленные исследования, проводимые в этом направлении в нашей стране.

существенная, хотя все еще почти неисследованная, часть космической истории»<sup>1</sup>.

Эволюционная биохимия приобретает все более прочную экспериментальную основу. Теснее становятся ее связи с другими областями биологии — дарвинизмом, эволюционной морфологией, физиологией, генетикой, а также со смежными отраслями естествознания — химией, биогеохимией, геологией, физикой, астрономией, космическими исследованиями. Ныне накоплены экспериментальные данные, на основании которых можно судить о возможных путях абиогенного синтеза аминокислот, входящих в структуру белков, азотистых оснований, входящих в состав нуклеиновых кислот, и других соединений (см. главу 22). Прослежен путь биосинтеза полипептидов, образующих первичную структуру белка. Исследованы ферменты, участвующие в полимеризации моонуклеотидов и образовании нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов. Продвинулось изучение вопроса о возникновении и эволюции биокаталитических систем (см. также главы 6 и 23).

Среди разных классов биохимических соединений наибольшее внимание привлекают к себе в последние десятилетия нуклеиновые кислоты. Передко их помещают в основании «древа» биохимической эволюции и эволюции жизни вообще. В начале 50-х годов Э. Чаргафф показал, что ДНК обладает видовой специфичностью. А. Н. Белозерский исследовал связь филогенетической систематики с особенностями строения нуклеиновых кислот. По данным Белозерского, охватывающим нуклеотидный состав ДНК и РНК бактерий, водорослей, грибов, высших растений и животных, РНК, как правило, характеризуется относительно малой вариабельностью своего нуклеотидного состава при переходе от одной систематической группы к другой. Что касается ДНК, то у некоторых микроорганизмов ее состав является таксономическим признаком и заметно меняется от вида к виду; у высших растений и животных ДНК характеризуется малой изменчивостью состава, что служит отражением единства их происхождения и организации. Специфичность нуклеиновых кислот, согласно А. Н. Белозерскому и А. С. Спирину, связана с положением организмов в филогенетической системе.

Наметились подходы к решению вопроса о возникновении и эволюции ферментов (О. Гоффман-Остенгоф, М. Кальвин<sup>2</sup>, Л. Полинг<sup>3</sup>, Ф. Шрауб и др.). Изучение ферментов современных простейших организмов не позволяет судить о предшествующей эволюции этих соединений, ибо функциональная специфичность ферментов низших и высших современных форм различаются очень мало. Каталитическими функциями обладают многие неорганические соединения и элементы — ионы водорода, гидроксила, обычных и тяжелых металлов, окислов металлов и т. д. Но ни один из этих катализаторов не обладает столь узкой специфичностью, как ферменты, и способен ускорять более широкий круг процессов. Не идут в сравнение с ферментами по активности и степени специфичности и низкомолекулярные органические вещества, которые могут выступать в роли катализаторов.

<sup>1</sup> Горизонты биохимии. (Пер. с англ.) М., «Мир», 1964, стр. 22.

<sup>2</sup> За исследование биохимического механизма фотосинтеза М. Кальвин был удостоен в 1961 г. Нобелевской премии.

<sup>3</sup> За использование новых методов в создании моделей молекулярных структур сложных органических соединений Л. Полингу в 1954 г. была присуждена Нобелевская премия.

Какие же из упомянутых катализаторов могут рассматриваться в качестве предшественников ферментов? О. Гоффман-Остенгоф (1959) полагает, что ион металла, входящий в состав фермента, в ряде случаев может считаться его предшественником, а низкомолекулярные простетические группы ряда ферментов — модификациями исходных катализаторов. Необходимой предпосылкой существования ферментов должен служить хотя бы простейший генный аппарат. Случайное образование любого фермента, если бы этот процесс не закреплялся, не имело бы никакого эволюционного значения. По М. Кальвину, понять, каким образом на смену зачаточным каталитическим функциям пришли ферменты, помогают химия и генетика. Кальвин привлекает представление Н. Горовица, согласно которому первые живые существа — гетеротрофы — располагали всем необходимым для самовоспроизведения. Каждое последующее поколение использовало для построения своего тела предыдущее поколение. Появлению первых существ предшествовал, вероятно, какой-то процесс, продолжительность и самое существование которого лимитировались истощением того или иного ингредиента организованной единицы. Выживала та единица, в которой нужный ингредиент строился за счет остальных молекул. Постепенное уменьшение количества субстратов и параллельное развитие удлиняющихся цепей синтеза и привели, по-видимому, к возникновению сложных процессов синтеза, свойственных современным организмам.

Исследования по эволюции ферментов позволили продвинуться в понимании происхождения и эволюции одного из важнейших приобретений органического мира — фотосинтеза. Прежние попытки нарисовать схему эволюции фотосинтеза, опиравшиеся на представления о возможном ходе эволюции типов обмена веществ (К. А. Тимирязев, В. Н. Любименко, Д. И. Сапожников, К. Ван-Ниль и др.), дополнились в последние 10—15 лет работами, преследующими цель восстановить вероятные пути развития железопорфириновых соединений, с одной стороны, и хлоропластов, с другой. Объединение этих структур составило важный этап в становлении хлорофиллового типа фотосинтеза (М. Кальвин, Г. Гаффрон, Т. Годнев и др.).

Изучение энергетического обмена мозга в онтогенезе и филогенезе позволило сопоставить ход развития ферментных систем в передних (филогенетически молодых) и задних (филогенетически более древних) отделах мозга. Оказалось, что активность ферментов в передних отделах мозга в конце эмбрионального и начале постэмбрионального периода очень низка, тогда как в продолговатом и спинном мозгу биохимическое «созревание» идет быстрее.

В ходе онтогенеза наблюдается повышение ферментативной активности в передних и снижение ее в задних отделах мозга.

Как было показано С. Е. Севериным (1964), природные дипептиды в значительных количествах содержатся только в скелетной мускулатуре и только у позвоночных. У кошки, кролика и кур анзерина в мышцах больше, чем карнозина, тогда как у лошади, быка и свиньи наоборот — карнозина больше, чем анзерина. У рыб содержание анзерина и карнозина сильно варьирует. В течение онтогенеза количество и состав дипептидов изменяются. Так, у новорожденного грача содержится небольшое количество карнозина, которое увеличивается до момента, когда птица начинает летать, после чего карнозин чрезвычайно быстро замещается анзерином. У утки свободные аминокислоты, достигающие высокой концентрации в период эмбрионального развития, перед вылуплением быстро исчезают, заменяясь сначала карнозином, а затем анзерином.

Проникновение в мир тончайших структур и процессов принесло новые доказательства единства органического мира. Гликолиз, протеолиз, распад жирных кислот и другие процессы совершаются довольно единообразно как в растительных, так и в животных организмах, однородны и структурные основы метаболической активности в живой природе. В пользу единства и общности происхождения органического мира свидетельствуют факты, полученные при изучении свободных аминокислот. Об этом же говорит тот факт, что протоплазма всех живых организмов, обитающих на Земле, состоит из левых стерических форм аминокислот; правые стерические формы в ней не встречаются (Г. Ф. Гаузе). Белки, нуклеиновые кислоты, коферменты и тому подобные вещества у всех известных организмов построены одинаково. Близки пути биогенеза соединений, из которых построены эти сложные вещества, — аминокислот, витаминов, гетероциклических оснований и др. Синтез данных компонентов протекает в организмах через сходные промежуточные реакции и при участии сходного комплекса каталитических агентов. Продолжительное время глутамин и аспарагин считали специфической принадлежностью растений. Оба названных вещества составляют конечные продукты белкового обмена у растений. Теперь представлены убедительные данные о присутствии глутамина и аспарагина и в составе животного организма (С. Р. Мардашев и др., 1949). Глубокое единство биохимических процессов и структур свидетельствует о чрезвычайно древнем происхождении механизмов биосинтеза, свойственных современным организмам (Дж. Бернал, А. Е. Браунштейн, К. Анфинсен<sup>1</sup> и др.).

Наметился сдвиг в изучении молекулярных основ эволюции регуляторных механизмов (В. П. Скулачев, 1969). В отличие от большинства других биохимических механизмов, обнаруживающих единство в пределах всего органического мира, регуляция обменных процессов намного более дифференцирована и совершенна у многоклеточных организмов по сравнению с одноклеточными. Нервная и гормональная системы регуляции биохимических процессов делают животных, и в особенности высших, биохимически более совершенными по сравнению с бактериями и растениями.

Большие трудности стоят на пути изучения возникновения и эволюции системы трансляции. Предстоит объяснить, как сложился рибосомный аппарат — единственная система синтеза белка в организме, механизм работы которой не обнаруживает никаких принципиальных отличий у представителей различных царств живой природы от бактерий до человека. Данные по экспериментальному воссозданию упрощенной системы трансляции, так называемой «неэнзиматической» транслкации, позволили предположить, что подобные примитивные системы, в которых заложены основные принципы работы рибосомы, могли предшествовать более эффективной современной системе трансляции (Л. П. Гаврилова, А. С. Спирин, 1973).

Обсуждение общих для различных организмов черт превращения энергии убедило Г. Кребса и Г. Корнберга (1959) в том, что химические процессы, совершающиеся в различных организмах, и различные химические процессы в одном и том же организме обнаруживают известные общие черты. Из этого они сделали вывод, что различные химические процессы, протекающие в живой материи, представляют собой модификации ограниченного числа одних и тех же основных процессов. Отвечая критикам,

<sup>1</sup> За изучение строения и активности рибонуклеазы К. Анфинсену совместно с С. Муром и В. Стейном была в 1972 г. присуждена Нобелевская премия.

полагающим, что подчеркивание подобного единства искусственно и ошибочно, Кребс и Корнберг отметили, что концепция единства основных химических процессов в живой материи хорошо согласуется с теорией эволюции.

Морфологи (Г. Симпсон, 1962, и др.) справедливо упрекали биохимиков за неоправданно широкое истолкование данных по таксономии биополимеров как показателя эволюции организмов. Некоторые молекулы маловариабельны и поэтому не могут служить хорошим объектом для филогенетических исследований. Те же молекулы, которые могут служить удобной моделью для этой цели, как, например, гемоглобин или цитохром *C*, дают материал для суждения об их таксономии или филогении, но окончательные выводы могут быть сделаны только в том случае, если знания об эволюции данной молекулы будут подчинены анализу эволюции целостных организмов.

Эволюция любой биохимической структуры или механизма может быть понята только с позиций теории естественного отбора. Не составляет исключения и ДНК, в которой заключена наследственная информация. Существует и противоположная точка зрения, получившая отражение в концепции «недарвиновской эволюции» (Д. Кинг, Т. Джукс, 1969). Как полагают Кинг и Джукс, не обязательно, чтобы все или большинство эволюционных изменений в ДНК были обязаны естественному отбору. Существует значительная свобода для случайных генетических изменений на молекулярном уровне, не влияющих на приспособленность организма. Подобные селективно нейтральные мутации фиксируются через механизм случайного генетического дрейфа. По Кингу и Джуксу, естественный отбор — это скорее «издатель», чем «сочинитель» генетической информации. Близкую точку зрения развивает С. Оно (1970)<sup>1</sup>. Заслугой Оно является попытка вскрыть генетические механизмы прогрессивной эволюции, опираясь на новейшие достижения молекулярной биологии в целом и молекулярной генетики в особенности. Оно обосновал идею зависимости между увеличением генома и прогрессивной эволюцией и попытался найти ответ на один из сложнейших вопросов эволюционной биологии — как возникают новые гены и как они воздействуют на процесс эволюции? Однако Оно абсолютизировал представления молекулярной биологии и это обстоятельство послужило причиной неправильной трактовки им роли отбора в эволюции. По мнению Оно, отбор не создает ничего нового, это сила чисто консервативная. Подлинно новое возникает благодаря мутациям, появлению новых генов с новыми функциями. Эволюция генома рассматривается Оно в отрыве от организма, хотя можно с уверенностью сказать, что в эволюции генома наверняка отразилась эволюция целостной организации живых существ, протекавшая по законам естественного отбора.

Концепции недарвиновской эволюции не находят поддержки. В эволюционной биохимии все прочнее устанавливается принцип целостного подхода к эволюционному процессу. По справедливому замечанию Д. Грина и Р. Гольдбергера, отбор в процессе эволюции «действует не на уровне молекул, а на уровне популяций организмов»<sup>2</sup>.

В 40-х годах XX века многие исследователи отмечали, что эволюционная биохимия делает лишь первые шаги и не оформилась еще в самостоятельное научное направление. С тех пор, однако, положение изменилось. Уровень, достигнутый современной биохимией, действительно требует эво-

<sup>1</sup> С. Оно. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., «Мир», 1973.

<sup>2</sup> Д. Грин, Р. Гольдбергер. Молекулярные основы жизни. М., «Мир», 1968, стр. 28.

люционного осмысления огромного фактического материала. «Любое исчерпывающее представление о биохимической структуре,— пишет Дж. Бернал,— приобретает смысл только в том случае, если имеется гипотеза возникновения этой структуры. Такая гипотеза столь же необходима для современной биохимии, как сто лет назад была необходима идея об эволюционном древе для биологической систематики»<sup>1</sup>.

### Методы эволюционной биохимии

Прогресс эволюционной биохимии неотделим от поисков новых методов исследования.

Представление о биохимии древнейших форм жизни в настоящее время базируется преимущественно на данных сравнительной биохимии современных организмов. Палеобиохимия сделала первые самостоятельные шаги в 20-е годы XX в. (Я. В. Самойлов). Изучение органического состава ископаемых костей, раковин, углеродсодержащих осадочных пород приводит к выводу о глубокой древности многих веществ (хлорофилл, аминокислоты). На протяжении длительных геологических периодов оставались неизменными некоторые белки. Для познания биохимии ископаемых организмов большие возможности открывают изотопные измерения. Методами химического анализа были обнаружены и определены аминокислоты в остатках динозавра, жившего в меловой период (П. Эйбелсон), в коже амфибий пермского периода (Т. В. Дроздова), в скелете рыб из олигоценовых отложений (Т. В. Дроздова, А. В. Коченов), у палеозойских граптолитов (С. М. Манская, Т. В. Дроздова) и пектин у ископаемых организмов, найденных в горючих сланцах (А. П. Виноградов, Е. А. Бойченко).

Сравнительная биохимия широко использовала методы серодиагностики. Реакция преципитации использовалась для выяснения филогенетических отношений как в ботанике, так и в зоологии. На основании данных серодиагностики создавались даже целостные филогенетические системы, примером чему может служить система растительного мира К. Меца (см. главу 2). Несмотря на критику, серологические методы продолжают сохранять известное значение в сравнительно-филогенетических исследованиях.

Широкое применение находит в современной биохимии принцип рекапитуляции. Раздел «Рекапитуляция» выделен в книге «Введение в сравнительную биохимию» Э. Болдуина (1948) и в книжке М. Флоркэна «Биохимическая эволюция» (1944). Проявление биогенетического закона А. В. Благовещенский (1966) усматривает в картине распределения некоторых белков в онтогенезе растений от момента оплодотворения до полной зрелости: и в онтогенезе, и в филогенезе на ранних этапах преобладают вещества с более высоким энергетическим уровнем, чем на поздних этапах. Среди главных проблем сравнительной эволюционной биохимии В. С. Гулевич (1933) выделил биохимическое изучение онтогенеза «как ускоренного и сокращенного хода филогенетического развития»<sup>2</sup>.

На примере участия витаминов группы А в поддержании функции органов зрения Г. Уолд (1961) выявил рекапитуляцию на молекулярном уровне. Он показал, что у позвоночных наблюдается известный параллелизм онтогенеза с филогенезом: в период метаморфоза зрение лягушки *Rana catesbiana* базируется на использовании витамина А<sub>2</sub> (как у пресно-

<sup>1</sup> Дж. Бернал. Молекулярные матрицы живых систем.— В сб. «Происхождение предбиологических систем». (Пер. с англ.) М., «Мир», 1966, стр. 77.

<sup>2</sup> В. С. Гулевич. Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1954, стр. 320.



водных рыб), а при завершении метаморфоза оно начинает переключаться на витамин А<sub>1</sub>, характерный для наземных позвоночных. По свидетельству Е. М. Крепса, «закон рекапитуляции Геккеля... находит все новые и новые подтверждения, новые иллюстрации на примерах биохимической и функциональной эволюции»<sup>1</sup>.

Крепнет убеждение, согласно которому основные биохимические системы сформировались на очень ранних этапах эволюции. Дж. Бернал, например, предлагает ограничить проблему физико-химического биопоэза стадией клетки, ограниченной мембраной, а дальнейшее исследование процесса эволюции проводить в рамках старых морфологических дисциплин, ибо эволюция простейших и высших организмов не была связана, по-видимому, с появлением принципиально новых биохимических механизмов. Аналогичной точки зрения придерживался Н. Пири (1959), по мысли которого достижение морфологической сложности кладет предел усложнению биохимической структуры.

Несомненно, многие сложные вопросы эволюционной биохимии поможет разрешить молекулярная биология. Особенно плодотворные результаты дает изучение нуклеиновых кислот (см. главу 23). Установление специфичности нуклеиновых кислот в начале 50-х годов XX в. вселило уверенность, что молекулярная биология способна открывать новые подходы к проблемам эволюции, систематики и филогении организмов. Систематика — одна из самых древних областей биологии, хорошо оснащенная теоретически и методически. Однако представители геносистематики, не отрицая того полезного, что было сделано «классической» систематикой за прошедшие столетия и не подвергая сомнению права на существование ее в будущем, продемонстрировали возможность революционизировать эту древнюю науку, предоставив в ее распоряжение новые, необычайно тонкие и точные методы (см. главу 2). Более того, как отметили А. Н. Белозерский и Б. М. Медников, метод тройного параллелизма часто не оправдывает себя в фитосистематике и практически неприменим к микроорганизмам. По их убеждению, для решения проблем систематики и филогении организмов, прежде всего низших, «необходимо создать принципиально новые методы»<sup>2</sup>.

«Наши системы только тогда станут естественными, когда мы сможем оценивать родство организмов по родству генотипов, перейдем от систематики фенетической к систематике генетической. Это принципиально новый подход, в корне отличающийся от систематики по признакам», — так определили программу геносистематики Белозерский и Медников<sup>3</sup>.

В 50-е годы было показано, что состав ДНК у микробов имеет таксономическое значение и что «при решении любых вопросов таксономии и филогении организмов исследование нуклеотидного состава их ДНК обязательно и необходимо»<sup>4</sup>.

Методы геносистематики быстро прогрессируют. Было обнаружено, что определенное таксономическое значение могут иметь наличие, природа и характер распределения минорных метилированных оснований в ДНК, а также нуклеотидная последовательность ДНК<sup>5</sup>. Сравнительное изучение

<sup>1</sup> Е. М. Крепс. Фосфолипиды клеточных мембран нервной системы в развитии животного мира. Л., «Наука», 1967, стр. 35, 36.

<sup>2</sup> А. Н. Белозерский, Б. М. Медников. Нуклеиновые кислоты и систематика организмов. М., «Знание», 1972, стр. 7.

<sup>3</sup> Там же, стр. 10.

<sup>4</sup> А. Н. Белозерский. Нуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией, филогенией и систематикой организмов. (Пленарная лекция).— Второй всесоюзный биохимический съезд. Ташкент, октябрь 1969 г. «ФАН», стр. 8.

<sup>5</sup> Там же, стр. 11–16.

последней оказывается незаменимым подспорьем в тех случаях, когда нуклеотидный состав ДНК далеко отстоящих форм случайно совпадает (например, по составу ДНК представители губок, моллюсков, иглокожих и хордовых почти неотличимы, а представители кишечнополостных, моллюсков, ракообразных и хордовых — практически идентичны). Получены данные, позволяющие с большой долей вероятности предполагать существование прямой зависимости между степенью сблоченности пиримидинов в ДНК и высотой организации живых форм. Должны быть также упомянуты попытки использовать в таксономических целях состав и количество сателлитных ДНК, существующих в виде примеси к суммарной ДНК организмов. В этом направлении сделаны только первые шаги. Большие перспективы открывает перед таксономией метод молекулярной гибридизации, позволяющий определять величину сходных нуклеотидных последовательностей, по которой судят о родстве организмов.

\* \* \*

Развитие эволюционной биохимии не создает конфликта с эволюционной морфологией. Изучение закономерностей развития органического мира средствами морфологии не утрачивает своего значения, как это иногда представлялось в 30—40-е годы XX в. (Дж. Холдейн, М. Флоркэн). Существует и крепнет тенденция комплексного изучения эволюции данной биологической структуры или системы с использованием методов морфологии, биохимии и физиологии. Опыт морфологии оказывается полезен для эволюционной биохимии. В этой связи заслуживают упоминания попытки истолкования процессов биохимической эволюции в понятиях эволюционной морфологии. Так, Г. Ф. Гаузе и Д. И. Сапожников обращались к морфобиологической теории эволюции А. Н. Северцова. Согласно Гаузе (1959), появление в ходе биохимической эволюции механизмов, которые препятствовали рацемизации протоплазмы и обеспечивали ее оптическую активность, явилось ароморфозом, обеспечившим повышение интенсивности химических процессов в организме. Ароморфозом считают также обогащение набора ферментов, вызванное ассимиляцией первичными существами органических веществ биогенного происхождения (Д. И. Сапожников, 1959). Обосновывалась приложимость к биохимической эволюции закона Л. Долло о необратимости эволюции (М. Флоркэн, 1944) и понятия брадителической эволюции, введенного Г. Симпсоном (А. В. Благовещенский, 1966).

Развитие биологии в последарвиновский период дает много убедительных примеров эвристической ценности морфологического подхода к изучению сложнейших закономерностей эволюции органического мира. Возможности эволюционной морфологии все еще далеко не исчерпаны. Вместе с тем становится все очевиднее, что представление о процессе эволюции, чтобы стать более удовлетворительным, должно охватывать физиологический, биохимический и биофизический аспекты эволюции живого и опираться на знание эволюции элементарных, основополагающих процессов в организме. С каждым новым успехом физиологии, биохимии и молекулярной биологии настоятельнее становилась потребность в специальных исследованиях, направленных на познание функциональных и биохимических закономерностей эволюции. Распространение исторического метода из области морфологии в область генетики, экспериментальной эмбриологии, гистологии, физиологии, биохимии и молекулярной биологии, а также синтез сравнительного, экспериментального и исторического методов составляют характерные черты развития биологии в XX в. Глубоко ошибочно

противопоставление теории эволюции молекулярной биологии и теории систем, получающей все большее распространение в биологии. На протяжении XX в. исторический метод не оставался неизменным.

Умелая конкретизация метода применительно к данному уровню организации живого, требовавшая всякий раз творческого решения сложных теоретических вопросов, способствовала достижению новых результатов.

Чем глубже исследовательская мысль проникает в сущность жизни, в тонкую организацию живого, тем настоятельнее испытывает биология нужду в синтетическом направлении, способном создать целостную картину эволюционного процесса. Тенденция к интеграции эволюционных направлений, возникших в разных областях биологии — морфологии, экологии, генетике, физиологии, биохимии, гистологии, экспериментальной эмбриологии, молекулярной биологии и других — до сих пор развивавшихся в значительной мере изолированно друг от друга, — характерная особенность прогресса всего комплекса биологических наук в XX веке. Усилиями биологов разных специальностей постепенно создается единое здание эволюционной биологии, фундаментом которому продолжает служить дарвинизм.

## Глава 22. ПРОБЛЕМА ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Проблема возникновения жизни на нашей планете, а может быть и на других небесных телах, встала перед человеком с той поры, как он начал познавать себя и окружающий мир. За многовековую историю человечества была выдвинута не одна гипотеза о путях возникновения жизни и о месте человека в системе живых существ. Однако только около ста лет назад, после создания Ч. Дарвином теории происхождения видов и особенно появления теории диалектического материализма, проблема происхождения жизни вошла в рамки рациональной науки.

### Первые гипотезы

Фундаментальные положения диалектического материализма о жизни как особой форме движения материи открыли методологические подходы к разрешению проблемы возникновения жизни.

В конце прошлого и начале нашего века в представлениях о происхождении жизни господствовало механистическое метафизическое направление, сторонники которого считали, что происхождение жизни может быть понято только в результате обнаружения в природе самозарождения. Наряду с такой точкой зрения широкое распространение имела теория панспермии С. Аррениуса (1895; лауреат Нобелевской премии, 1903) о заносе на Землю живых существ из космического пространства. При этом вопрос о первичном возникновении жизни на космических телах не затрагивался.

Особенно широкое хождение имели предположения о заносе зародышей живых организмов на Землю с метеоритами или с космической пылью. Однако все попытки обнаружить в метеоритах какие-либо признаки живого не увенчались успехом. Было убедительно показано, что обнаруживаемые в метеоритах микроорганизмы попадали туда при падении метеорита на Землю. В недавнее время американский исследователь Б. Наги (1962) и другие сообщили об обнаружении ими в углистых хондритах «оргей» остатков организмов, якобы обитавших в прошлом на метеоритном материале. Но вскоре было показано, что найденные структурированные образования фактически являются минеральными гранулами и лишь по виду напоминают биологические структуры.

Некоторые биологи в нашей стране длительное время также находились под влиянием взглядов С. Аррениуса. Так, В. И. Вернадский (1939), говоря о несостоятельности теории самозарождения, пришел к выводу, что жизнь должна была когда-то иметь другое начало, отличное от того, которое мы наблюдаем сейчас при зарождении живого организма из такого же живого. По его мнению, историю жизни следует искать не в геологической, а в космической истории Земли. Позже Вернадский уже не говорил о непреодолимой пропасти, разделяющей живую и неживую материю, а лишь отмечал их различный изотопный состав. В 1944 г. он писал: «В наше время этот вопрос едва ли мог так просто трактоваться, как

это было возможно в прошлом столетии, когда вопрос об абиогенезе, казалось, был решен окончательно в отрицательном смысле после работ Л. Пастера...»<sup>1</sup>

А. В. Немилов утверждал, что жизнь существовала во Вселенной и тогда, когда еще не было земного шара; он нацело исключал возможность возникновения жизни на Земле из неорганической материи, полагая, что она занесена на Землю с другого космического тела. Теорию панспермии разделяли также С. П. Костычев, П. П. Лазарев и другие.

В. И. Ленин в ряде философских произведений с позиций диалектического материализма обобщил важнейшие открытия естествознания того времени. Особо важное значение для решения проблемы происхождения жизни имело положение Ленина о важнейшей роли экспериментальных исследований в материалистической разработке нерешенных проблем естествознания.

### **Значение книги А. И. Опарина (1924)**

Начало систематической разработке проблемы возникновения жизни на Земле было положено в 1924 г. в связи с выходом в свет книги «Происхождение жизни» А. И. Опарина<sup>2</sup>. Здесь он впервые в общих чертах попытался сформулировать естественнонаучную теорию возникновения жизни на Земле как результат длительного эволюционного развития материи. Диалектический принцип развития, положенный в основу философского анализа проблемы, позволил Опарину связать рассматриваемый вопрос с проблемой сущности жизни. Обобщив накопленный естествознанием фактический материал, он проследил в естественноисторическом аспекте образование и последующую эволюцию простейших структур, энергетических процессов и биохимических функций, которые могли иметь место на Земле в период возникновения и становления жизни. Как отмечал Дж. Бернал, эта теория легла в основу почти всех современных представлений о возникновении жизни. В 1929 г. была опубликована статья Дж. Холдейна, в которой он также развивал эволюционные взгляды на проблему возникновения жизни. Но как позже отмечал сам автор, в его статье вряд ли можно было найти что-либо новое, чего бы не было в книге Опарина. В последующие годы теория Опарина в основных своих положениях получила полное подтверждение. Как отметил Н. Горюнов (1957), огромное достоинство теории состоит в том, что большая ее часть может быть проверена или логически связана с поддающимися проверке предположениями. Именно это обстоятельство побуждало многих исследователей различных областей современного естествознания к экспериментальному воспроизведению описанных процессов, происходивших на разных этапах развития материи.

### **Первичное образование на Земле простейших органических веществ**

Правильный научный путь познания последовательных ступеней развития материи, приведшего к возникновению жизни на нашей планете, состоял в изучении процессов первичного образования простейших органических веществ, без которых жизнь невозможна. Было выяснено, что

<sup>1</sup> В. И. Вернадский. Избранные соч., т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1960, стр. 328.

<sup>2</sup> За цикл работ по проблеме происхождения жизни А. И. Опарину была присуждена в 1974 г. Ленинская премия.

первым, чрезвычайно важным шагом на пути к возникновению жизни был переход неорганических соединений углерода в органические.

Еще в начале XX в. большинство ученых считало, что в природных условиях органические вещества образуются только в результате деятельности живых существ. К. А. Тимирязев, например, указывал, что единственной лабораторией, где заготавливается органическое вещество на оба царства природы, является зеленый лист. Другим биогенным источником органического вещества является хемосинтез, открытый С. Н. Виноградским (1887).

Большинство ученых считало первичные организмы автотрофами, т. е. способными питаться неорганическими веществами; органические же вещества на Земле имеют якобы вторичное происхождение. Эти представления составили главное препятствие, ставшее на пути любых попыток понять пути эволюции материи, приведшей к появлению жизни.

В 1922 г. Опарин высказал предположение, что органические вещества на нашей планете должны были образовываться абиогенным путем задолго до появления на ней жизни. Вместе с тем он полагал, что первичные живые существа могли быть и гетеротрофами, т. е. были способны питаться уже готовыми органическими веществами. Этот вывод вытекал из данных о составе звездных атмосфер, а также метеоритов, в которых удалось обнаружить присутствие углеводов. В последнее время в составе метеоритов особое внимание привлекли углистые хондриты, содержащие значительные количества углерода, гидратированные силикаты и алюмосиликаты. Наряду с низкомолекулярными углеводородами в углистых хондритах, как показал Г. П. Вдовыкин (1960, 1963), содержатся также высокомолекулярные полимеризованные соединения, жирные кислоты и органические вещества ароматического ряда.

Следует отметить, что предположения о возможности возникновения жизни путем эволюционного развития материи высказывались еще К. А. Тимирязевым, Э. Пфлюгером, Дж. Тиндалем и А. Шефером. Однако из-за господствовавших взглядов о биогенном происхождении органического вещества эти представления не получили в то время развития. Заслуга Опарина состоит в том, что он впервые указал на ограниченность этих взглядов, основанных лишь на учете тех условий, которые существуют на Земле в настоящее время. Данные астрономии, космогонии, геофизики и астрофизики показывают, что и сейчас повсеместно происходит образование органических веществ совершенно независимо от жизни. Имеются факты, свидетельствующие о том, что при формировании земной коры должны были возникать углеводороды (как в газообразном, так и в жидком состоянии), и уже в газопылевой материи, из которой образовалась наша планета, должны были присутствовать органические соединения различной сложности. Таким образом, органический синтез, вероятно, осуществлялся и в период, предшествовавший образованию солнечной системы, и во время ее образования. Ученые пришли к заключению, что такой синтез проходил в атмосфере углеродных звезд, в солнечной туманности, протопланетах и планетозималиях (кремневые и железные тела, подобные современным метеоритам). Точку зрения о существовании органических веществ до возникновения нашей планеты разделял также Дж. Бернал.

В последнее время Дж. Бернал (1967) выдвинул гипотезу космического происхождения органических веществ. Она опирается на данные исследования органических веществ углистых хондритов и метеоритной пыли красных океанических глин. Однако американские исследователи

С. Миллер и Г. Юри (1953) считают, что органические вещества, синтезированные еще до образования Земли, не могли играть решающей роли в процессе возникновения на ней жизни. По их мнению, доля органических соединений, занесенных на Землю с кометным материалом, очень мала. По-видимому, основная масса органических веществ возникла на Земле при образовании земной коры. Абиогенное образование углеводородов и циана, явившееся первой ступенью в развитии органической материи, в настоящее время не вызывает никаких сомнений, поскольку эти углеродные соединения удастся обнаружить на всех небесных телах, доступных изучению.

### **Восстановительный характер первичной земной атмосферы**

Условия, некогда существовавшие на еще безжизненной Земле, во многом отличались от современных. Это касается прежде всего состава первичной земной атмосферы. В. И. Вернадский (1926) впервые указал, что подавляющая масса газов, образующих земную атмосферу, имеет биогенное происхождение. На первых порах в атмосфере Земли отсутствовал свободный кислород, что обеспечивало беспрепятственный доступ к земной поверхности ультрафиолетового излучения. В сравнении с современными условиями это создавало гораздо большие возможности для разнообразных фотохимических процессов. Нынешние атмосфера, верхняя часть почвы и вся гидросфера богаты свободным кислородом и густо населены микроорганизмами. Последние, потребляя органические вещества внешней среды, исключают возможность их длительной эволюции. Поэтому при решении проблемы возникновения жизни задача исследователей состоит в том, чтобы попытаться воссоздать в лаборатории те условия, которые должны были существовать на первичной Земле. Экспериментальные исследования в этом направлении уже дали ценный материал по абиогенному синтезу ряда биологически важных соединений.

Для формирования теории возникновения жизни на Земле особое значение имело предположение Опарина о том, что первичная земная атмосфера находилась в восстановленном состоянии и что на определенном этапе ее развития она должна была содержать наряду с газообразным водородом и парами воды соединения углерода (в виде метана и циана) и азота (в виде аммиака). На эту мысль его натолкнула гипотеза Д. И. Менделеева о неорганическом происхождении нефти, а также обнаружение метана в атмосфере больших планет. Основываясь на новейших астрономических данных и изучении метеоритов, Г. Юри (1952) также пришел к выводу, что первичная атмосфера Земли вследствие значительного содержания в ней водорода носила восстановительный характер. Опарин и Юри полагают, что с течением времени состав атмосферы постепенно изменился: в ней возросло содержание кислорода и она приобрела окислительный характер.

По мнению голландского геолога М. Руттена (1962), кислород в атмосфере Земли начал появляться около двух миллиардов лет тому назад, но только за миллиард лет до настоящего времени создалась современная окислительная атмосфера. Между этими рубежами лежал, по его мнению, переходный период, когда атмосфера Земли постепенно обогащалась свободным кислородом в результате возникновения начальных форм жизни. К. Саган (1961) считает, что признаки окислительной атмосферы появились значительно раньше.



Современные астрономические данные и изучение метеоритов показывают, что на последних этапах эволюции солнечной системы большинство ее тел характеризовалось восстановительной бескислородной атмосферой, наличием свободной воды, щелочным или нейтральным рН среды, умеренной температурой и сравнительно высокой концентрацией органических веществ. По мнению Дж. Оро (1965), образование органических соединений во Вселенной происходило в результате воздействия тепловой энергии, энергии ионизирующего и ультрафиолетового излучений, а также электрических разрядов. Первичным источником этих форм энергии служат термоядерные процессы, протекающие в недрах звезд. В абиотическом образовании простых органических соединений, имеющих биохимическое значение, принимали, по-видимому, участие следующие источники и механизмы: во-первых, радикалы (в случае синтеза предшественников альфа-аминокислот); во-вторых, активно протекающая в щелочной среде реакция альдольной конденсации простых альдегидов; в-третьих, активно протекающая в щелочной среде конденсация цианистого водорода и других нитрилов и последующий синтез пуринов, пиримидинов и других гетероциклических соединений. При этом, по-видимому, также имели место каталитические процессы и использовались другие внутренние источники энергии.

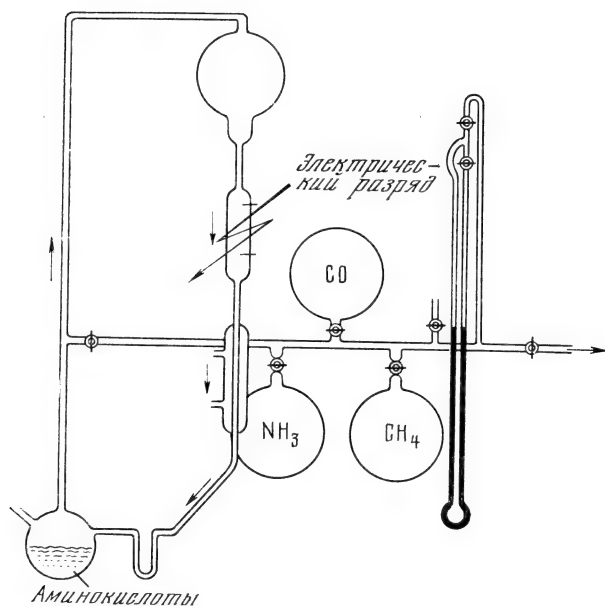
### **Абиогенный синтез важнейших органических соединений**

Представления о химической эволюции вещества на пути к возникновению жизни сложились в результате целого ряда экспериментальных работ, в которых были осуществлены синтезы важнейших органических соединений в системах, моделирующих химический состав первичной земной атмосферы. Эти работы служат основным доказательством правомерности теории возникновения жизни, выдвинутой советскими учеными.

Начало серии работ по абиогенному синтезу было положено С. Миллером (1953), синтезировавшим ряд аминокислот при пропускании электрического разряда через смесь газов, предположительно составлявших первичную земную атмосферу (водород, пары воды, метан, аммиак). Т. Е. Павловская и А. Г. Пасынский (1957) заменили водород в реакционной смеси на окись углерода. В этом случае при воздействии электрического разряда и ультрафиолетового излучения также происходило образование аминокислот. Очевидно, аминокислоты могли абиогенно образовываться и на той стадии развития Земли, когда значительная часть водорода была утеряна, и атмосфера, сохраняя восстановительный характер, могла содержать большие количества окиси углерода.

П. Эйбелсон (1956), используя газовую смесь, содержащую наряду с метаном, аммиаком, водородом, парами воды также окись углерода, углекислый газ и азот, получил аналогичную смесь аминокислот. Он показал при этом, что аммиак может быть заменен на азот, а метан на углекислый газ. К. Хейпс (1957) и другие вводили в смесь исходных газов сероводород, но им удалось синтезировать не аминокислоты, содержащие серу, а лишь тиацетат и тиомочевину.

К. Дозе и Б. Раевский (1957) обнаружили образование кислых и нейтральных аминокислот при действии рентгеновых лучей на смесь первичных газов. Т. Гассельстромом и другими исследователями (1957) были получены глицин и аспарагиновая кислота при облучении бета-лучами растворов ацетата аммония. П. Пашке (1957) наблюдал обра-



Прибор С. Миллера (1955)  
для синтеза аминокислот в  
электрическом разряде

зование глицина и аланина при облучении твердого карбоната аммония гамма-лучами. А. Г. Пасынский и Т. Е. Павловская (1959) показали возможность образования аминокислот при действии ультрафиолетового излучения на раствор смеси формальдегида и солей аммония. К. Гроссенбахер (1963), пропуская длительное время искровой разряд через смесь аммиака, метана и водорода, обнаружил наряду с аминокислотами также пептиды, которые к концу опыта выделились из раствора в виде мелких сферических образований или капель. И. Е. Эльпинер (1960—1970) осуществил синтез ряда аминокислот и пептидов при действии ультразвуковых колебаний на воду, насыщенную водородом, азотом и окисью углерода, а также синтез имидазола. Дж. Оро (1963) произвел абиогенный синтез аденина, гуанина, пиримидинов, рибозы и дезоксирибозы. С. Поннамперума (1963) для синтеза нуклеотидов в водной среде применил этилметафосфат, а в качестве источника энергии — ультрафиолетовое излучение с длиной волны 2400—2900 Å, которое, повидимому, получала поверхность первичной Земли. При этом ему удалось превратить аденин в аденозин, аденозин в аденозинмонофосфат, а последний — в аденозинтрифосфат. Таким образом он показал возможность абиогенного синтеза АТФ — основного источника энергии живых организмов. А. А. Красновский и А. Г. Умрихина (1964) показали, что в присутствии кислорода облегчается синтез порфирина из пиррола и формальдегида. А. Шутка (1959) осуществил синтез порфирина и его производных абиогенным путем в присутствии кислорода. Это дало ему основание сделать вывод, что эти соединения возникли сравнительно поздно, когда в земной атмосфере появился кислород.

Существенным этапом в разработке рассматриваемой проблемы явился первый Международный симпозиум по происхождению жизни, состоявшийся в Москве в 1957 г. На этом симпозиуме А. Н. Белозерский высказал мысль о том, что в абиогенном синтезе определенную роль могли играть неорганические полифосфаты. В 1958 г. Г. Шраммом была осуществлена поликонденсация различных биологически важных соедине-

ний в безводной среде при температурах  $+55-60^{\circ}\text{C}$  с применением эстерифицированных полифосфатов. Им были получены некоторые пептиды, полисахариды, нуклеотиды и нуклеозиды, а также полиаденин и полиурацил. Это дало ему основание высказать предположение, что на поверхности Земли белковоподобные и нуклеиноподобные полимеры могли синтезироваться при помощи полифосфатов, которые легко вовлекались в простейшие механизмы сопряжения химических реакций, связанные с возникновением жизни. В 1963 г. на симпозиуме в США, посвященном проблеме происхождения предбиологических систем, С. Фокс с сотрудниками сообщили о работах по синтезу аминокислот из метана, аммиака и паров воды в лабораторных условиях, близких к вулканическим. Так как этот вид энергии на первичной Земле носил, по-видимому, локальный характер, термический синтез мог иметь определенное значение для абиогенного образования аминокислот. При температурах  $150-180^{\circ}\text{C}$  ими была осуществлена также термическая поликонденсация различных аминокислот, в результате которой образовались полипептиды с молекулярным весом 3000—9000. По целому ряду показателей протеиноиды Фокса не отличаются от таких белков, как казеин. Они выделяются при помощи 1%-ного водного раствора поваренной соли в виде обнаруживаемых под микроскопом шариков-микросфер.

Дальнейшим важным шагом эволюции органических веществ на пути к возникновению жизни была полимеризация мономерных компонентов с образованием первичных полипептидов и полинуклеотидов.

### Возникновение предбиологических систем

Приведенные данные по абиогенному синтезу важных биохимических соединений подверглись обсуждению на упоминавшемся симпозиуме в США (1963). Было отмечено, что теория возникновения жизни, разрабатываемая советскими учеными, стимулировала экспериментальные и теоретические исследования в области абиогенного синтеза органических веществ и привела к крупным достижениям в этой области. Участники симпозиума выразили уверенность, что хотя начальные этапы синтеза многих биологически важных молекул еще не воспроизведены, есть все основания рассчитывать, что их удастся воссоздать в ближайшем будущем.

В настоящее время считается установленным, что Земля существует около 4,5 млрд лет, а жизнь появилась на ней примерно 3 млрд лет тому назад. Следовательно, на протяжении значительной части времени существования Земли она оставалась безжизненной. В атмосфере и гидросфере Земли находилось достаточное количество углеводов, которые и послужили исходным материалом для последующей химической эволюции. Основная их масса возникла при формировании земной коры, незначительная часть была занесена с кометным и метеоритным материалом. Согласно подсчетам Г. Юри (1952) и К. Сагана (1961), за период в миллиард лет концентрация органических веществ, синтезированных в атмосфере и оседавших в водах Мирового океана, должна была достигнуть 1%. Таким образом, на определенном этапе существования Земли эти воды превратились в своеобразный «первичный бульон», содержащий наряду с неорганическими солями также и разнообразные органические вещества.

Особое значение имеет решение вопроса о том, как в условиях первичной Земли могли образоваться белковоподобные и нуклеиноподобные вещества, а также ферменты, являющиеся основными участниками, про-

водниками и регуляторами всех жизненных процессов. В связи с тем, что путем абиогенного синтеза получены не все аминокислоты, входящие в состав современных белков, было высказано предположение, что некоторые аминокислоты возникли на более поздних ступенях развития органического вещества. Их отсутствие могло ограничивать каталитические функции первичных белков.

В этой связи большой интерес представляют исследования японского биохимика Ш. Акабори (1955), высказавшего предположение, что первичные белки не обязательно должны были образовываться из готовых аминокислот. Лабораторными опытами Акабори показал, что образование «предбелков» могло происходить и из таких органических соединений, как формальдегид, аммиак и цианистый водород. Продукты, образующиеся при их взаимодействии, полимеризуются затем на поверхности глины, после чего в результате гидролиза могут образоваться полипептиды, в частности, полиглицин.

Характерной чертой живых существ является синтез асимметрических органических соединений. Так, Акабори (1962) осуществил асимметрическое гидрирование карбонильных соединений на никелевом катализаторе. А. Н. Терентьев и Е. М. Клабуновский (1957), рассматривая вопрос о роли асимметрии в возникновении жизни, пришли к мысли, что асимметрия органического мира является следствием воздействия циркулярно поляризованного света и асимметрической решетки кристаллов. По их мнению, присутствие асимметрических органических катализаторов направляло реакции в сторону образования оптически чистых продуктов. Согласно Г. Уолду (1957), геохимические синтезы органических веществ могли производить лишь рацемические смеси. Отбор отдельных оптических изомеров происходил при образовании структур более высокого порядка — полипептидов, белков и нуклеиновых кислот.

### Эволюция предбиологических систем

Следующей загадкой был вопрос, каким образом в «первичном бульоне» возникли первые живые организмы, обладавшие обменом веществ и способностью к самовоспроизведению. Иначе говоря, как из хаоса бесконечного числа допустимых термодинамикой перекрещивающихся химических реакций возник упорядоченный обмен веществ, обеспечивающий сохранение и развитие живой системы?

По этому вопросу существуют разные точки зрения. Согласно одной из них, разделяемой Н. Горовицем и У. Стенли<sup>1</sup>, появление первых организмов шло путем молекулярной эволюции первоначально возникших молекул со случайным расположением мономеров в направлении образования молекул с их упорядоченной последовательностью. По этим представлениям, «началом жизни» явилась молекула нуклеиновой кислоты или нуклеопротеида (вирус). В пользу этих представлений свидетельствовали, в частности, данные А. Корнберга (1961)<sup>2</sup> о том, что ДНК при определенных условиях может удваиваться и вне клетки. Как показали, однако, дальнейшие исследования, такое удвоение возможно лишь в том случае, если в инкубационной среде присутствуют различные сложные компоненты клетки, существование которых в первичном океане трудно

<sup>1</sup> За получение вируса табачной мозаики в кристаллическом виде У. Стенли был удостоен в 1946 г. Нобелевской премии.

<sup>2</sup> За открытие фермента полимеразы и энзиматический синтез ДНК А. Корнбергу была присуждена в 1959 г. Нобелевская премия.

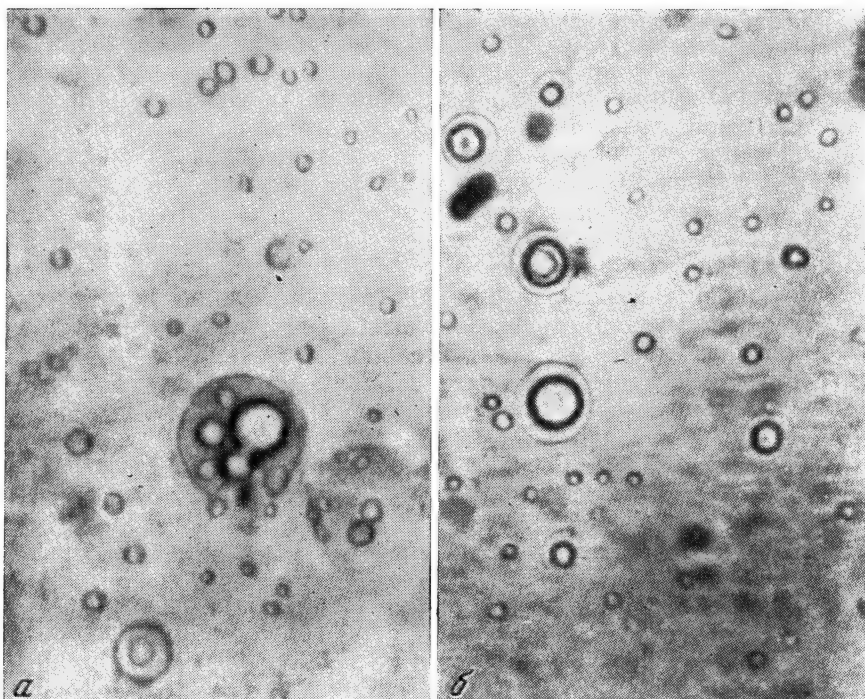
себе представить. Обсуждая эти представления, Опарин подчеркивал, что характерным для жизни является то, что она не просто рассеяна в пространстве, а представлена отграниченными от внешнего мира индивидуальными системами-организмами. Последние могли возникнуть только на основе длительной эволюции, постепенного совершенствования каких-то гораздо более простых исходных систем, выделившихся из первичного однородного «бульона». Поэтому едва ли можно полагать, что в процессе эволюции сперва возникли белки, нуклеиновые кислоты и другие вещества протоплазмы, строение которых было чрезвычайно хорошо приспособлено к выполнению определенных биологических функций, а затем на основе их объединения возникла сама живая протоплазма. В условиях первичной Земли появление свойственной живым существам организации могло произойти только на базе эволюции хотя и более примитивных, но целостных многомолекулярных систем. В момент своего образования эти системы еще не обладали специфическими для жизни особенностями; их превращение в специфические системы более высокого порядка, характерные для живых организмов, есть результат длительной эволюции на основе естественного отбора. Возникшая в дальнейшем на основе формирования генетического кода способность к передаче наследственной информации от предков к потомкам стала одним из основных свойств организмов. Эта точка зрения находит в наши дни все больше сторонников.

#### **Коацерватные капли как модель предбиологической системы**

В 1924 г. в первом наброске своей теории, Опарин высказал предположение, что образующиеся при смешении растворов различных белков и других высокомолекулярных веществ коллоидные гели могли явиться формой организации многомолекулярных систем и стать объектом эволюции, приведшей к возникновению жизни. Явление отслаивания коллоидных гелей было названо голландским исследователем Г. Бунгенберге-Ионгом коацервацией. Образующиеся в результате этого процесса коацерватные капли были подвергнуты им и его школой коллоидно-химическим исследованиям.

За последние годы главным образом в Институте биохимии им. А. Н. Баха Академии наук СССР и в Московском государственном университете детально изучен химический состав, физико-химические свойства и механизм образования коацерватных капель. Установлено, что они обладают избирательной адсорбционной способностью по отношению к различным органическим веществам и способны включать в себя ферментные белки, катализирующие превращения находящихся в капле веществ. На примере распада крахмала до сахаров в коацерватной капле при участии фермента бета-амилазы было показано, что в коацерватах может происходить концентрированное образование продуктов реакции. В этом случае коацерваты правомочно рассматривать как системы, морфологическая структура которых существенно влияет на характер протекающего в них процесса.

Работами Т. Н. Евреиновой (1962) было установлено, что при образовании коацерватных капель происходит очень высокое концентрирование полимеров. Несмотря на свою жидкую консистенцию, капли обладают определенной внутренней структурой и резкой границей раздела с внешней средой. А. И. Опарин и К. Б. Серебровская (1963) показали, что при синтезе полиаденина в водном растворе гистона или полилизина можно наблюдать образование коацерватных капель, совершающееся при



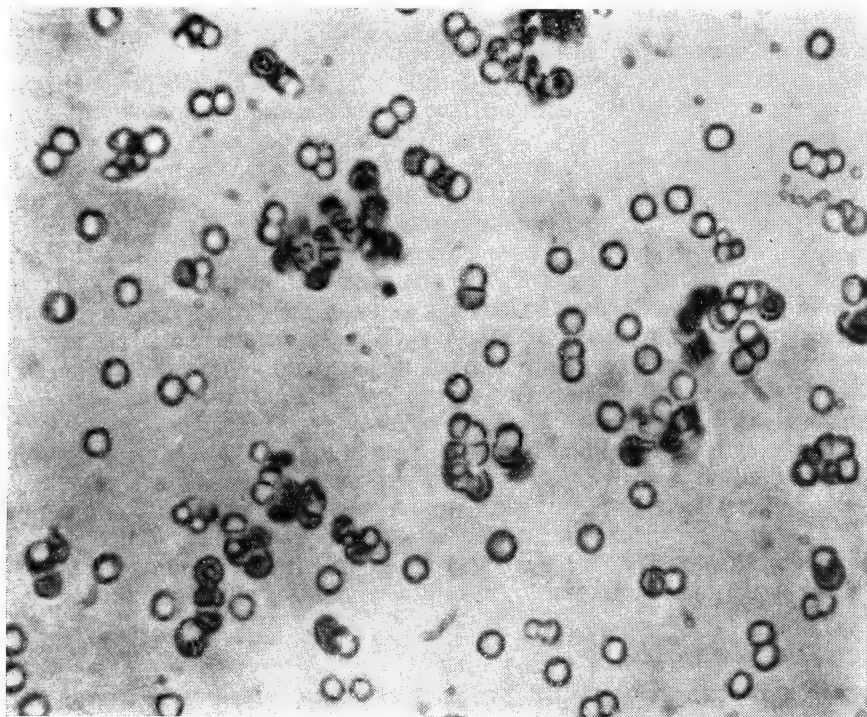
Коацерватные капли, содержащие полипептиды (а) и полинуклеотиды (б), по А. И. Опарину (1966)

участии бактериальной полинуклеотидфосфорилазы. При этом равновесие реакции полимеризации резко смещается в сторону синтеза. Включив в коацерватные капли катализатор, эти исследователи получили модели систем, в которых протекают окислительно-восстановительные реакции, в том числе под влиянием света и хлорофилла.

Включение катализаторов приводило к неравенству концентрации веществ в капле и в среде и автоматически превращало капли в открытые микросистемы, характеризующиеся постоянным обменом веществ со средой. Это и явилось, вероятно, предпосылкой для возникновения «естественного отбора» таких систем, который способствовал сохранению наиболее устойчивых. Назвав условно такие системы «пробионтами», Опарин указывает, что в первую очередь должен был совершенствоваться их каталитический аппарат как главный фактор организации обмена веществ. Каталитическая активность простейших катализаторов была очень невелика, однако в ходе естественного отбора пробионтов создавались каталитические комплексы — коферменты, обладавшие повышенной активностью. Повсеместное распространение в живых организмах коферментов указывает на их очень древнее происхождение. При дальнейшем усложнении обмена коферменты перестали удовлетворять потребностям живых систем: прогрессивная эволюция пошла по пути образования множества новых, гораздо более мощных катализаторов — ферментов. Таким образом, согласно Опарину, происходило совершенствование как всей системы в целом, так и отдельных ее механизмов.

Многочисленные геологические исследования показали невозможность установления на земной поверхности термодинамического равновесия с





Микросферы, по С. Фоксу (1960)

неизбежным для него полным распадом абиогенно возникших органических веществ. Вместе с тем наряду с синтезом все более сложных органических веществ на одних и тех же территориях и акваториях мог иметь место и их распад, сопровождавшийся затем новым синтезом. Чередование таких процессов могло приводить к многократному возникновению пробионтов.

А. Г. Пасынский (1959) показал, что в открытых химических системах ферментативные реакции проявляют некоторые особенности, отсутствующие в замкнутых системах. По его мнению, наиболее существенное эволюционное значение должны были иметь открытые системы, устойчивость которых динамически поддерживалась происходившими в системе химическими реакциями. Другой важной особенностью открытых систем является то, что в условиях сложного комплекса сопряженных реакций основное значение приобретает направление, по которому реакция может протекать с наибольшей скоростью. По мнению Пасынского, на добиологической стадии развития принцип максимальной скорости реакции мог обеспечивать преимущество одних открытых систем перед другими и лежать в основе естественного отбора. По-видимому, наиболее примитивные формы живых существ могли образоваться на основе открытых химических систем еще до того, как возникли формы передачи информации, связанные с молекулами нуклеиновых кислот.

Общей чертой любой многомолекулярной системы, выделившейся из «первичного бульона», должно было быть наличие определенной поверхности, отделявшей эту систему от окружающего раствора. Такие поверхности возникают спонтанно в результате физико-химических закономер-



ностей, заложенных в особенностях химического состава и структуры сложных органических и полимерных веществ. По мнению Г. А. Деборина (1967), появление фазовой границы с измененными структурно-механическими свойствами должно было неизбежно привести к локализации в ней ряда физических и химических процессов, связанных с переносом веществ из одной фазы в другую, а затем, в ходе дальнейшей эволюции, и некоторых биохимических процессов, сопутствующих как явлениям переноса, так и пространственного монтажа ферментных систем. Таким образом, можно полагать, что важнейшим структурным элементом первичных многомолекулярных систем явилась самоформирующаяся поверхностная пленка, которая в процессе дальнейшей химической эволюции могла подвергаться под действием отбора усложнению в составе и тонком строении. Было показано, что одновременно с общим процессом эволюции предбиологических систем путем естественного отбора происходило постепенное приспособление молекулярной поверхности раздела к выполнению определенных функций, их превращение в более упорядоченные, многомолекулярные структуры, специализированные на переносе веществ и энергии, необходимых для жизнедеятельности и размножения клетки. Эта эволюция достигла наибольшего совершенства в клеточных органеллах, например, в мембранах митохондрий, где сосредоточены ферментативные механизмы дыхания и окислительного фосфорилирования.

### **Микросферы С. Фокса**

В качестве одного из возможных предшественников клетки большой интерес представляют микросферы, впервые полученные С. Фоксом и сотрудниками (1955). Фокс считает, что белок мог впервые образоваться на поверхности Земли близ областей с повышенной температурой, где смесь накопившихся аминокислот нагревалась, полимеризовалась, а затем вымывалась в океан. Р. Янгу (1964, 1970) удалось показать, что в процессе синтеза протеиноидов из аминокислот образуются гуанин, а также жирные кислоты. Это делает микросферы интересным объектом для изучения одного из возможных путей первичного образования клеток.

\* \* \*

Современная концепция возникновения жизни на Земле является результатом широкого синтеза биологических знаний, добытых исследователями разных специальностей. Особое значение для ее обоснования и развития имел прогресс биологической химии и переход к исследованиям живой материи на молекулярном уровне. Несмотря на то, что полностью воспроизвести цепь условий, которая привела однажды к возникновению жизни, по-видимому, никогда не удастся, современная наука уверенно восстанавливает все новые и новые звенья на пути от химической к биологической эволюции. Существенно отметить, что независимо от того, какой из путей образования индивидуальных многомолекулярных систем, исходных для дальнейшей эволюции, будет признан наиболее вероятным, общая теория возникновения жизни, по-видимому, останется незыблемой.

Теория возникновения жизни на Земле может лечь в основу более общей теории возможного возникновения жизни на других планетах, так как с несомненностью установлено, что синтез сложных органических соединений во Вселенной и процессы их химической эволюции носят более общий характер, чем это предполагалось первоначально. Таким образом, эта теория, помимо своего большого теоретического значения имеет и большой выход в практику, вооружая исследователей космоса научными подходами к поискам внеземных форм жизни.

## Часть IV. НОВЕЙШИЕ НАПРАВЛЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

### Глава 23. МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ

Развитие биохимии, биофизики, генетики, цитохимии, многих разделов микробиологии и вирусологии примерно к началу 40-х годов XX в. вплотную подвело к изучению жизненных явлений на молекулярном уровне. Успехи, достигнутые этими науками, одновременно и с разных сторон привели к осознанию того факта, что именно на молекулярном уровне функционируют основные управляющие системы организма и что дальнейший прогресс этих наук будет зависеть от раскрытия биологических функций молекул, составляющих тела организмов, их участия в синтезе и распаде, взаимных превращениях и репродукции соединений в клетке, а также присходящего при этом обмена энергией и информацией. Так на стыке этих биологических дисциплин с химией и физикой возникла совершенно новая отрасль — молекулярная биология.

В отличие от биохимии, внимание современной молекулярной биологии сосредоточено преимущественно на изучении структуры и функции важнейших классов биополимеров — белков и нуклеиновых кислот, первые из которых определяют самую возможность протекания обменных реакций, а вторые — биосинтез специфических белков. Понятно поэтому, что провести четкое разграничение молекулярной биологии и биохимии, соответствующих разделов генетики, микробиологии и вирусологии невозможно.

Возникновение молекулярной биологии было тесно связано с разработкой новых методов исследования, о которых уже говорилось в соответствующих главах. Наряду с развитием электронной микроскопии и других методов микроскопической техники большую роль сыграли разработанные в 50-х годах методы фракционирования клеточных элементов. Они основывались на усовершенствованных методах дифференциального центрифугирования (А. Клод, 1954). К этому времени уже имелись довольно надежные методы выделения и фракционирования биополимеров. Сюда относится, в частности, предложенный А. Тизелиусом (1937; Нобелевская премия, 1948) метод фракционирования белков при помощи электрофореза, методы выделения и очистки нуклеиновых кислот (Е. Кей, А. Даунс, М. Севаг, А. Мирский и др.). Параллельно во многих лабо-

раториях мира разрабатывались различные методы хроматографического анализа (А. Мартин и Р. Синг, 1941; Нобелевская премия, 1952), впоследствии существенно усовершенствованные.

Неоценимую услугу в расшифровке структуры биополимеров сыграл рентгеноструктурный анализ. Основные принципы рентгеноструктурного анализа были разработаны в Королевском колледже Лондонского университета под руководством У. Брегга группой исследователей, куда входили Дж. Бернал, А. Лондсдейл, У. Астбери, Дж. Робертсон и др.

Следует особо отметить исследования профессора Московского государственного университета А. Р. Кизеля по биохимии протоплазмы (1925—1929), имевшие важнейшее значение для последующего становления молекулярной биологии. Кизель нанес удар прочно укоренившемуся представлению, что в основе всякой протоплазмы лежит особое белковое тело — пластин, будто бы определяющее все ее важнейшие структурные и функциональные особенности. Он показал, что пластин — это белок, который встречается только у миксомицетов, и то на определенной стадии развития, и что никакого постоянного компонента — единого скелетного белка — в протоплазме не существует. Тем самым изучение проблемы строения протоплазмы и функциональной роли белков вышло на правильный путь и получило простор для своего развития. Исследования Кизеля завоевали мировое признание, стимулировав изучение химии составных частей клетки.

Термин «молекулярная биология», впервые использованный английским кристаллографом профессором Лидского университета У. Астбери, появился, вероятно, в начале 40-х годов (до 1945 г.). основополагающие рентгеноструктурные исследования белков и ДНК, проведенные Астбери в 30-х годах, послужили основой для последующей успешной расшифровки вторичной структуры этих биополимеров. В 1963 г. Дж. Бернал писал: «Памятник ему будет установлен всей молекулярной биологией — наукой, которую он назвал и действительно основал»<sup>1</sup>. В литературе этот термин появился впервые, пожалуй, в 1946 г. в статье У. Астбери «Прогресс рентгеноструктурного анализа органических и фибриллярных соединений», опубликованной в английском журнале «Природа»<sup>2</sup>. В своей Гарвеевской лекции Астбери (1950) отмечал: «Мне приятно, что сейчас термин молекулярная биология уже довольно широко употребляется, хотя мало вероятно, что я первым предложил его. Он мне нравился и я уже давно старался его распространять»<sup>3</sup>. Уже в 1950 г. Астбери было ясно, что молекулярная биология имеет дело прежде всего со структурой и конформацией макромолекул, изучение которых имеет решающее значение для понимания функционирования живых организмов.

Перед молекулярной биологией стояли и стоят, собственно, те же задачи, что и перед всей биологией в целом, — познание сущности жизни и ее основных явлений, в частности таких, как наследственность и изменчивость. Современная молекулярная биология в первую очередь призвана расшифровать структуру и функцию генов, пути и механизмы реализации генетической информации организмов на разных стадиях онтогенеза и на разных этапах ее считывания. Она призвана вскрыть тонкие механизмы регуляции активности генов и клеточной дифференцировки, выяснить природу мутагенеза и молекулярные основы эволюционного процесса.

<sup>1</sup> Biogr. Mem. Fellows Roy. Soc., 1963, v. 9, 29.

<sup>2</sup> W. T. Astbury. Progress of X-ray analysis of organic and fibre structures.— Nature, 1946, v. 157, 121.

<sup>3</sup> W. T. Astbury. Adventures in Molecular Biology. Thomas Springfield, 1952, p. 3.

## Установление генетической роли нуклеиновых кислот

Для становления молекулярной биологии наибольшее значение имели следующие открытия. В 1944 г. американские исследователи О. Эвери, К. Мак-Леод (Нобелевская премия, 1923) и М. Мак-Картти показали, что выделенные из пневмококков молекулы ДНК обладают трансформирующей активностью. После гидролиза этих ДНК дезоксирибонуклеазой их трансформирующая активность полностью исчезала. Тем самым впервые было убедительно доказано, что генетическими функциями в клетке наделяется именно ДНК, а не белок.

Справедливости ради следует заметить, что явление бактериальной трансформации было обнаружено значительно ранее открытия Эвери, Мак-Леода и Мак-Картти. В 1928 г. Ф. Гриффит опубликовал статью, в которой сообщил, что после добавления к неvirulentным (некапсулированным) пневмококкам убитых клеток капсулированного virulentного штамма получаемая смесь клеток становится губительной для мышей. Более того, выделяемые из зараженных этой смесью животных живые клетки пневмококков были уже virulentными и обладали полисахаридной капсулой. Тем самым в этом опыте было показано, что под воздействием каких-то компонентов убитых клеток пневмококков некапсулированная форма бактерий превращается в капсулообразующую virulentную форму. 16 лет спустя Эвери, Мак-Леод и Мак-Картти заменили в этом опыте убитые целые клетки пневмококков их дезоксирибонуклеиновой кислотой и показали, что именно ДНК обладает трансформирующей активностью (см. также главы 7 и 25). Значение этого открытия трудно переоценить. Оно стимулировало изучение нуклеиновых кислот во многих лабораториях мира и заставило сконцентрировать внимание ученых именно на ДНК.

Наряду с открытием Эвери, Мак-Леода и Мак-Картти к началу 50-х годов уже накопилось довольно большое количество прямых и косвенных данных о том, что нуклеиновые кислоты играют исключительную роль в жизнедеятельности и несут генетическую функцию. На это, в частности, указывал и характер локализации ДНК в клетке и данные Р. Вендрели (1948) о том, что содержание ДНК на клетку строго постоянно и коррелирует со степенью пloidности: в гаплоидных половых клетках ДНК вдвое меньше, чем в диплоидных соматических. В пользу генетической роли ДНК свидетельствовала также ее выраженная метаболическая стабильность. К началу 50-х годов накопилось много разнообразных фактов, свидетельствовавших о том, что большинство известных мутагенных факторов действуют преимущественно на нуклеиновые кислоты и, в особенности, на ДНК (Р. Хочкисс, 1949; Г. Эфрусси-Тейлор, 1951; Э. Фриз, 1957 и др.).

Особое значение в установлении генетической роли нуклеиновых кислот имело изучение различных фагов и вирусов. В 1933 г. Д. Шлезингер нашел ДНК в бактериофаге кишечной палочки. С момента выделения У. Стенли (1935, Нобелевская премия, 1946) вируса табачной мозаики (ВТМ) в кристаллическом состоянии начался новый этап в изучении растительных вирусов. В 1937—1938 гг. сотрудники Ротамстедской сельскохозяйственной станции (Англия) Ф. Боуден и Н. Пири показали, что многие выделенные ими растительные вирусы являются не глобулинами, а представляют собой рибонуклеопротеиды и содержат в качестве обязательного компонента нуклеиновую кислоту. В самом начале 40-х годов были опубликованы работы Г. Шрамма (1940), П. А. Агатова (1941), Г. Миллера и У. Стенли (1941), свидетельствовавшие о том, что замет-

ная химическая модификация белкового компонента не приводит к утрате инфекционности ВТМ. Это указывало на то, что белковый компонент не может быть носителем наследственных свойств вируса, как продолжали считать многие микробиологи. Убедительные доказательства в пользу генетической роли нуклеиновой кислоты (РНК) у растительных вирусов были получены в 1956 г. Г. Шраммом в Тюбингене (ФРГ) и Х. Френкель-Конратом в Калифорнии (США). Эти исследователи практически одновременно и независимо друг от друга выделили из ВТМ РНК и показали, что именно она, а не белок, обладает инфекционностью: в результате заражения растений табака этой РНК в них происходило формирование и размножение нормальных вирусных частиц. Это означало, что РНК содержит информацию для синтеза и сборки всех вирусных компонентов, в том числе и вирусного белка. В 1968 г. И. Г. Атабеков установил, что белок играет существенную роль при самом заражении растений — природой белка определяется спектр растений-хозяев.

В 1957 г. Френкель-Конрат впервые осуществил реконструкцию ВТМ из составляющих его компонентов — РНК и белка. Наряду с нормальными частицами он получил смешанные «гибриды», у которых РНК была от одного штамма, а белок — от другого. Наследственность таких гибридов полностью определялась РНК, и потомство вирусов принадлежало к тому штамму, РНК которого была использована для получения исходных смешанных частиц. Позднее опыты А. Гирера, Г. Шустера и Г. Шрамма (1958) и Г. Витмана (1960—1966) показали, что химическая модификация нуклеинового компонента ВТМ приводит к появлению разнообразных мутантов этого вируса.

В 1970 г. Д. Балтимор и Г. Темин установили, что перенос генетической информации может происходить не только от ДНК к РНК, но и наоборот. Они обнаружили у некоторых онкогенных РНК-содержащих вирусов (онкорнавирусы) особый фермент, так называемую обратную транскриптазу, который способен на цепях РНК комплементарно синтезировать ДНК. Это крупное открытие позволило понять механизм встройки в геном хозяина генетической информации РНК-содержащих вирусов и по-новому взглянуть на природу их онкогенного действия.

### Открытие нуклеиновых кислот и изучение их свойств

Термин нуклеиновые кислоты был введен немецким биохимиком Р. Альтманом в 1889 г., после того как эти соединения были открыты в 1869 г. швейцарским врачом Ф. Мишером. Мишер экстрагировал клетки гноя разбавленной соляной кислотой в течение нескольких недель и получил в остатке почти чистый ядерный материал. Этот материал он считал характерным веществом клеточных ядер и назвал его нуклеином. По своим свойствам нуклеин резко отличался от белков: он был более кислым, не содержал серу, но зато в нем было много фосфора, он хорошо растворялся в щелочах, но не растворялся в разбавленных кислотах.

Результаты своих наблюдений над нуклеином Мишер направил Ф. Гоппе-Зейлеру для опубликования в журнале. Описанное им вещество было настолько необычным (в то время из всех биологических фосфорсодержащих соединений был известен только лецитин), что Гоппе-Зейлер не поверил опытам Мишера, вернул ему рукопись и поручил своим сотрудникам Н. Плошу и Н. Любавину проверить его выводы на другом материале. Работа Мишера «О химическом составе клеток гноя» вышла в свет двумя годами позже (1871). В то же время были опубликованы работы Гоппе-Зейлера и его сотрудников о составе клеток гноя, эритроцитов птиц, змей и

других клеток. В течение последующих трех лет нуклеин был выделен из животных клеток и дрожжей.

В своей работе Мишер отмечал, что детальное изучение разных нуклеинов может привести к установлению различий между ними, предвосхитив тем самым идею специфичности нуклеиновых кислот. Исследуя молоки лосося, Мишер установил, что нуклеин находится в них в виде соли и связан с основным белком, который он назвал протамином.

В 1879 г. в лаборатории Гоппе-Зейлера изучением нуклеинов начал заниматься А. Коссель. В 1881 г. он выделил из нуклеина гипоксантин, однако в то время он еще сомневался в происхождении этого основания и считал, что гипоксантин может быть продуктом деградации белков. В 1891 г. в числе продуктов гидролиза нуклеина Коссель обнаружил аденин, гуанин, фосфорную кислоту и еще одно вещество со свойствами сахара. За исследования по химии нуклеиновых кислот Косселю в 1910 г. была присуждена Нобелевская премия.

Дальнейшие успехи в расшифровке структуры нуклеиновых кислот связаны с исследованиями П. Левина и сотрудников (1911—1934). В 1911 г. П. Левин и В. Жаккобс идентифицировали углеводный компонент аденозина и гуанозина; они установили, что в состав этих нуклеозидов входит D-рибоза. В 1930 г. Левин показал, что углеводным компонентом дезоксирибонуклеозидов является 2-дезоксид-рибоза. Из его работ стало известно, что нуклеиновые кислоты построены из нуклеотидов, т. е. фосфорилированных нуклеозидов. Левин считал, что основным типом связи в нуклеиновых кислотах (РНК) является 2', 5'-фосфодиэфирная связь. Это представление оказалось ошибочным. Благодаря работам английского химика А. Тодда (Нобелевская премия, 1957) и его сотрудников, а также английских биохимиков Р. Маркхема и Дж. Смита в начале 50-х годов стало известно, что основным типом связи в РНК является 3', 5'-фосфодиэфирная связь.

Левин показал, что разные нуклеиновые кислоты могут различаться по природе углеводного компонента: одни из них содержат сахар дезоксирибозу, а другие — рибозу. Кроме того, указанные два типа нуклеиновых кислот различались по природе одного из оснований: в нуклеиновых кислотах пентозного типа содержался урацил, а в нуклеиновых кислотах дезоксипентозного типа — тимин. Дезоксипентозную нуклеиновую кислоту (по современной терминологии, дезоксирибонуклеиновая кислота — ДНК) обычно легко выделяли в больших количествах из тимуса (зобной железы) телят. Поэтому она получила название тимонуклеиновой кислоты. Источником нуклеиновой кислоты пентозного типа (РНК) служили главным образом дрожжи и зародыши пшеницы. Этот тип часто называли дрожжевой нуклеиновой кислотой.

В начале 30-х годов довольно прочно укоренилось представление, будто для растительных клеток характерна нуклеиновая кислота дрожжевого типа, а тимонуклеиновая кислота свойственна только ядрам животных клеток. Два типа нуклеиновых кислот — РНК и ДНК — в то время называли соответственно растительной и животной нуклеиновыми кислотами. Однако, как показали ранние исследования А. Н. Белозерского, такое деление нуклеиновых кислот неоправданно. В 1934 г. Белозерский впервые обнаружил тимонуклеиновую кислоту в растительных клетках: из проростков гороха он выделил и идентифицировал тимин-пиримидиновое основание, характерное именно для ДНК. Затем он обнаружил тимин и в других растениях (семенах сои, фасоли). В 1936 г. А. Н. Белозерский и И. И. Дубровская выделили препаративно ДНК из проростков конского каштана. Кроме того, серия работ, выполненных в 40-х годах в Англии Д. Девидсоном с сотрудниками, убедительно показала, что растительная нуклеиновая кислота (РНК) содержится во многих животных клетках.

Широкое применение разработанной Р. Фельгеном и Г. Розенбеком (1924) цитохимической реакции на ДНК и реакции Ж. Браше (1944) на РНК позволило довольно быстро и однозначно решить вопрос о преимущественной локализации этих нуклеиновых кислот в клетке. Оказалось, что ДНК сосредоточена в ядре, в то время как РНК преимущественно концентрируется в цитоплазме. Позднее было выяснено, что РНК содержится как в цитоплазме, так и в ядре, а кроме того, были выявлены цитоплазматические ДНК.

Что касается вопроса о первичной структуре нуклеиновых кислот, то к середине 40-х годов в науке прочно утвердилось представление П. Левина, согласно которому все нуклеиновые кислоты построены по одному типу и состоят из одинаковых так называемых тетрануклеотидных блоков. В каждом из этих блоков, по мнению Левина, содержится четыре разных нуклеотида. Тетрануклеотидная теория строения нуклеиновых кислот в значительной мере лишала эти биополимеры специфичности. Поэтому не удивительно, что всю специфику живого связывали в то время только с белками, природа мономеров которых гораздо разнообразнее (20 аминокислот).

Первую брешь в теории тетрануклеотидного строения нуклеиновых кислот пробили аналитические данные английского химика Дж. Гуланда (1945—1947). При определении состава нуклеиновых кислот по азоту оснований он не получил эквимольного соотношения оснований, как это должно было бы быть согласно теории Левина. Окончательно тетрануклеотидная теория строения нуклеиновых кислот рухнула в результате исследований Э. Чаргаффа и его сотрудников (1949—1951). Для разделения оснований, выщепляющихся из ДНК в результате ее кислотного гидролиза, Чаргафф использовал хроматографию на бумаге. Каждое из этих оснований было точно определено спектрофотометрически. Чаргафф заметил значительные отклонения от эквимольного соотношения оснований в ДНК разного происхождения и впервые определенно заявил, что ДНК обладает выраженной видовой специфичностью. Тем самым было покончено с гегемонией концепции о специфичности белка в живой клетке. Анализируя ДНК разного происхождения, Чаргафф открыл и сформулировал уникальные закономерности состава ДНК, вошедшие в науку под названием правил Чаргаффа. Согласно этим правилам, во всех ДНК, независимо от происхождения, количество аденина равно количеству тимина ( $A=T$ ), количество гуанина равно количеству цитозина ( $G=C$ ), количество пуринов равно количеству пиримидинов ( $G+A=C+T$ ), количество оснований с 6-аминогруппами равно количеству оснований с 6-кетогруппами ( $A+C=G+T$ ). Вместе с тем, несмотря на такие строгие количественные соответствия, ДНК разных видов отличаются по величине отношения  $A+T:G+C$ . В одних ДНК количество гуанина и цитозина преобладает над количеством аденина и тимина (эти ДНК Чаргафф назвал ДНК ГЦ-типа); другие ДНК содержали аденина и тимина больше, чем гуанина и цитозина (эти ДНК были названы ДНК АТ-типа). Полученные Чаргаффом данные по составу ДНК сыграли исключительную роль в молекулярной биологии. Именно они легли в основу открытия строения ДНК, сделанного в 1953 г. Дж. Уотсоном и Ф. Криком.

Еще в 1938 г. У. Астбери и Ф. Белл при помощи рентгеноструктурного анализа показали, что плоскости оснований в ДНК должны быть перпендикулярными к длинной оси молекулы и напоминать как бы стопку пластин, лежащих друг над другом. По мере совершенствования техники рентгеноструктурного анализа к 1952—1953 гг. накопились сведе-



ния, позволившие судить о длине отдельных связей и углах наклона. Это дало возможность с наибольшей вероятностью представить характер ориентации колец пентозных остатков в сахарофосфатном костяке молекулы ДНК. В 1952 г. С. Фарберг предложил две умозрительные модели ДНК, которые представляли сложенную или закрученную саму на себя однотажную молекулу. Не менее спекулятивная модель строения ДНК была предложена в 1953 г. Л. Полингом (лауреат Нобелевской премии, 1954) и Р. Кори. В этой модели три закрученные цепи ДНК образовывали длинную спираль, стержень которой был представлен фосфатными группами, а основания располагались снаружи от него. К 1953 г. М. Уилкинс и Р. Франклин получили более четкие рентгеноструктурные картины ДНК. Их анализ показал полную несостоятельность моделей Фарберга, Полинга и Кори. Используя данные Чаргаффа, сопоставляя разные сочетания молекулярных моделей отдельных мономеров и данные рентгеноструктурного анализа, Дж. Уотсон и Ф. Крик в 1953 г. пришли к выводу, что молекула ДНК должна быть двутажной спиралью. Правила Чаргаффа резко ограничили число возможных упорядоченных сочетаний оснований в предлагаемой модели ДНК; они подсказали Уотсону и Крику, что в молекуле ДНК должно быть специфическое спаривание оснований — аденина с тиминном, а гуанина с цитозином. Иными словами аденину в одной цепи ДНК всегда строго соответствует тимин в другой цепи, а гуанину в одной цепи обязательно соответствует цитозин в другой. Тем самым Уотсон и Крик впервые сформулировали исключительной важности принцип комплементарного строения ДНК, согласно которому одна цепь ДНК дополняет другую, т. е. последовательность оснований одной цепи однозначно определяет последовательность оснований в другой (комплементарной) цепи. Стало очевидно, что уже в самой структуре ДНК заложена потенциальная возможность ее точного воспроизведения. Эта модель строения ДНК в настоящее время является общепризнанной. За расшифровку структуры ДНК Крику, Уотсону и Уилкинсу в 1962 г. была присуждена Нобелевская премия.

Следует отметить, что идея о механизме точного воспроизведения макромолекул и передаче наследственной информации зародилась в нашей стране. В 1927 г. Н. К. Кольцов высказал предположение, что при размножении клеток происходит репродукция молекул путем точного автокаталитического воспроизведения имевшихся материнских молекул. Правда, в то время Кольцов наделял этим свойством не молекулы ДНК, а молекулы белковой природы, о функциональном значении которых тогда ничего не было известно. Тем не менее сама мысль об автокаталитическом воспроизведении макромолекул и механизме передачи наследственных свойств оказалась пророческой: она стала руководящей идеей современной молекулярной биологии.

Проведенные в лаборатории А. Н. Белозерского А. С. Спириным, Г. Н. Зайцевой, Б. Ф. Ванюшиным, С. О. Урысон, А. С. Антоновым и другими многолетние исследования (1957—1974) состава ДНК у самых разнообразных организмов полностью подтвердили закономерности, обнаруженные Чаргаффом, и полное соответствие с молекулярной моделью строения ДНК, предложенной Уотсоном и Криком. Эти исследования показали, что ДНК разных бактерий, грибов, водорослей, актиномицетов, высших растений, беспозвоночных и позвоночных обладают специфичностью состава. Особенно резко различия в составе (содержании АТ-пар оснований) выражены у микроорганизмов, оказываясь важным таксономическим признаком. У высших растений и животных видовые вариации

в составе ДНК выражены значительно слабее. Но это вовсе не означает, что ДНК у них менее специфична. Кроме состава оснований специфичность в большей степени определяется их последовательностью в цепях ДНК.

Наряду с обычными основаниями в составе ДНК и РНК были обнаружены дополнительные азотистые основания. Так, в составе ДНК растений и животных Г. Уайт (1950) нашел 5-метилцитозин, а Д. Дани и Дж. Смит (1958) обнаружили в некоторых ДНК метилированный аденин. Долгое время метилцитозин считался отличительной чертой генетического материала высших организмов. В 1968 г. А. Н. Белозерский, Б. Ф. Ванюшин и Н. А. Кокурина установили, что он может встречаться также и в ДНК бактерий.

В 1964 г. М. Голд и Дж. Хурвитц открыли новый класс ферментов, осуществляющих природную модификацию ДНК — ее метилирование. После этого открытия стало ясно, что минорные (содержащиеся в малых количествах) основания возникают уже на готовой полинуклеотидной цепи ДНК в результате специфического метилирования остатков цитозина и аденина в особых последовательностях. В частности, по данным Б. Ф. Ванюшина, Я. И. Бурьянова и А. Н. Белозерского (1969) метилирование аденина в ДНК кишечной палочки может происходить в терминирующих кодонах. По данным А. Н. Белозерского и сотрудников (1968—1970), а также М. Мезельсона (США) и В. Арбера (Швейцария) (1965—1969) метилирование придает молекулам ДНК уникальные индивидуальные черты и в сочетании с действием специфических нуклеаз является частью сложного механизма, который осуществляет контроль за синтезом ДНК в клетке. Иными словами, характер метилирования той или иной ДНК предопределяет вопрос о том, может ли она размножаться в данной клетке.

Практически в то же время началось выделение и интенсивное изучение ДНК-метилаз и рестрицирующих эндонуклеаз; в 1969—1975 гг. установлены нуклеотидные последовательности, узнаваемые в ДНК некоторыми из этих ферментов (Х. Бойер, Х. Смит, С. Линн, К. Муррей). При гидролизе разных ДНК рестрицирующим ферментом выплываются довольно крупные фрагменты с одинаковыми «липкими» концами. Это дает возможность не только анализировать структуру генов, как это сделано у небольших вирусов (Д. Натанс, С. Адлер, 1973—1975), но и конструировать различные геномы. С открытием этих специфических ферментов рестрикции генетическая инженерия стала ощутимой реальностью. Встроенные в небольшие плазмидные ДНК гены различного происхождения уже легко вводят в различные клетки. Так, получен новый тип биологически активных плазмид, дающих устойчивость к некоторым антибиотикам (С. Коэн, 1973), введены рибосомальные гены лягушки и дрозофилы в плазмиды кишечной палочки (Дж. Морроу, 1974; Х. Бойер, Д. Хогнесс, Р. Девис, 1974—1975). Таким образом, открыты реальные пути для получения принципиально новых организмов путем введения и встраивания в их генофонд разнообразных генов. Это открытие может быть направлено на благо всего человечества.

В 1952 г. Г. Уайт и С. Коэн обнаружили, что в ДНК Т-четных фагов содержится необычное основание — 5-оксиметилцитозин. Позднее из работ Е. Волькина и Р. Синсхеймера (1954) и Козна (1956) стало известно, что остатки оксиметилцитозина могут быть полностью или частично глюкозидированы, в результате чего молекула фаговой ДНК оказывается защищенной от гидролитического действия нуклеаз.

В начале 50-х годов из работ Д. Данна и Дж. Смита (Англия), С. Заменхофа (США) и А. Вакера (ФРГ) стало известно, что в ДНК могут включаться многие искусственные аналоги оснований, замещая иногда до 50% тимина. Как правило, эти замещения приводят к ошибкам при репликации, транскрипции ДНК и трансляции и к появлению мутантов. Так, Дж. Мармур (1962) установил, что в ДНК некоторых фагов вместо тимина содержится оксиметилурацил. В 1963 г. И. Такахаши и Дж. Мармур обнаружили, что в ДНК одного из фагов вместо тимина содержится урацил. Таким образом, рухнул еще один принцип, по которому ранее разделяли нуклеиновые кислоты. Со времен работ П. Левина считалось, что отличительным признаком ДНК является тимин, а РНК — урацил. Стало ясно, что этот признак не всегда надежен, и принципиальным различием химической природы двух типов нуклеиновых кислот, как это представляется на сегодняшний день, служит только характер углеводного компонента.

При изучении фагов было вскрыто много необычных признаков организации нуклеиновых кислот. С 1953 г. считалось, что все ДНК представляют собой двутяжные линейные молекулы, а РНК — только однотяжные. Это положение существенно поколебалось в 1961 г., когда Р. Синсхеймер обнаружил, что ДНК фага φ X 174 представлена однотяжной кольцевой молекулой. Правда, затем выяснилось, что в такой форме эта ДНК существует только в вегетативной фаговой частице, а репликативная форма ДНК этого фага также двутяжная. Кроме того, весьма неожиданным оказалось, что РНК некоторых вирусов могут быть двутяжными. Этот новый тип макромолекулярной организации РНК был обнаружен в 1962 г. П. Гоматосом, И. Таммом и другими исследователями у некоторых вирусов животных и у вируса раковой опухоли растений. Недавно В. И. Агол и А. А. Богданов (1970) установили, что помимо линейных молекул РНК существуют также замкнутые или циклические молекулы. Циклическая двутяжная РНК выявлена ими, в частности, у вируса энцефаломиелокардита. Благодаря работам Х. Дево, Л. Тиноко, Т. И. Тихоненко, Э. И. Будовского и других (1960—1974) стали известны основные черты организации (укладки) генетического материала у бактериофагов.

В конце 50-х годов американский ученый П. Доти установил, что при нагревании происходит денатурация ДНК, сопровождающаяся разрывом водородных связей между парами оснований и расхождением комплементарных цепей. Этот процесс носит характер фазового перехода по типу «спираль-клубок» и напоминает плавление кристаллов. Поэтому процесс тепловой денатурации ДНК Доти назвал плавлением ДНК. При медленном охлаждении происходит ренатурация молекул, т. е. воссоединение комплементарных половинок.

Принцип ренатурации в 1960 г. был использован Дж. Мармуром и К. Шильдкраутом для определения степени «гибридизуемости» ДНК разных микроорганизмов. Впоследствии Е. Болтон и Б. Мак-Карти усовершенствовали этот прием, предложив метод так называемых ДНК-агаровых колонок. Этот метод оказался незаменимым в изучении степени гомологии нуклеотидной последовательности разных ДНК и выяснении генетического родства разных организмов. Открытая Доти денатурация ДНК в сочетании с описанной Дж. Манделем и А. Херши<sup>1</sup> (1960) хроматографией на метилированном альбумине и центрифугированием в градиенте плотности (метод разработан в 1957 г. М. Мезельсоном, Ф. Сталем и Д. Виноградом) широко использу-

<sup>1</sup> За работы по генетике бактерий и вирусов А. Херши совместно с М. Дельбрюком и С. Луриа были удостоены в 1969 г. Нобелевской премии.

ется для разделения, выделения и анализа отдельных комплементарных цепей ДНК. Так, например, В. Шибальски (США), используя эти приемы для разделения ДНК лямбда фага, показал в 1967—1969 гг., что генетически активными являются обе цепочки фага, а не одна, как это было принято считать (С. Спигельман, 1961). Следует отметить, что впервые идея о генетической значимости обеих цепочек ДНК лямбда фага была высказана в СССР С. Е. Бреслером (1961).

Для понимания организации и функциональной активности генома первостепенное значение имеет определение нуклеотидной последовательности ДНК. Поиски методов такого определения ведутся во многих лабораториях мира. В США М. Бир с сотрудниками с конца 50-х годов пытается установить последовательность ДНК при помощи электронной микроскопии, но пока безуспешно. В начале 50-х годов из первых работ Синсхеймера, Чаргаффа и других исследователей по ферментативной деградации ДНК стало известно, что разные нуклеотиды в молекуле ДНК распределены хотя и нехаотично, но неравномерно. По данным английского химика К. Бартон (1961), пиримидины (их более 70%) сосредоточены в основном в виде соответствующих блоков. А. Л. Мазин и Б. Ф. Ванюшин (1968—1969) установили, что разные ДНК обладают различной степенью сблоченности пиримидинов и что в ДНК животных организмов она заметно возрастает по мере перехода от низших к высшим. Таким образом, эволюция организмов отражена и в структуре их геномов. Именно поэтому для понимания эволюционного процесса в целом сравнительное изучение структуры нуклеиновых кислот приобретает особое значение. Анализ структуры биологически важных полимеров и, в первую очередь, ДНК крайне важен и для решения многих частных вопросов филогенетики и таксономии.

Интересно отметить, что английский физиолог Э. Ланкестер, изучавший гемоглобины моллюсков, ровно 100 лет назад предвосхитивший идеи молекулярной биологии, писал: «Химические различия разных видов и родов животных и растений имеют такое же важное значение для выяснения истории их происхождения, как и различия в их форме. Если бы мы могли четко устанавливать различия в молекулярной организации и функционировании организмов, мы смогли бы значительно лучше разобраться в происхождении и эволюции разных организмов, чем на основании морфологических наблюдений»<sup>1</sup>. Значимость биохимических исследований для систематики подчеркивал и В. Л. Комаров, который писал, что «в основе всех даже чисто морфологических признаков, на основании которых мы классифицируем и устанавливаем виды, лежат именно биохимические различия»<sup>2</sup>.

А. В. Благовещенский и С. Л. Иванов еще в 20-х годах предприняли первые в нашей стране шаги по выяснению некоторых вопросов эволюции и систематики организмов на основе сравнительного анализа их биохимического состава (см. гл. 2). Сравнительный анализ структуры белков и нуклеиновых кислот в настоящее время становится все более ощутимым подспорьем для систематиков (см. главу 21). Этот метод молекулярной биологии позволяет не только уточнить положение отдельных видов в системе, но и заставляет по-новому взглянуть на сами принципы классификации организмов, а иногда и пересмотреть всю систему в

<sup>1</sup> E. R. Lankester. Über das Vorkommen von Haemoglobin in den Muskeln der Mollusken und die Verbreitung desselben in den lebendigen Organismen.— «Pflüger's Archiv für die gesamte Physiol.», 1871, Bd 4, 319.

<sup>2</sup> В. Л. Комаров. Избранные соч., т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945, стр. 331.

целом, как это случилось, например, с систематикой микроорганизмов. Несомненно, и в будущем анализ структуры генома будет занимать центральное место в хемосистематике организмов.

Огромное значение для становления молекулярной биологии имела расшифровка механизмов репликации ДНК и транскрипции (см главу 24).

### Биосинтез белка

Важный сдвиг в решении проблемы биосинтеза белка связан с успехами в изучении нуклеиновых кислот. В 1941 г. Т. Касперсон (Швеция) и в 1942 г. Ж. Браше (Бельгия) обратили внимание на то, что в тканях с активным белковым синтезом содержится повышенное количество РНК. Они пришли к выводу, что рибонуклеиновые кислоты играют определяющую роль в синтезе белка. В 1953 г. Е. Гейл и Д. Фокс, как будто, получили прямые доказательства непосредственного участия РНК в биосинтезе белка: по их данным, рибонуклеаза существенно подавляла включение аминокислот в лизатах бактериальных клеток. Аналогичные данные были получены В. Олфри, М. Дели и А. Мирским (1953) на гомогенатах печени. Позднее Э. Гейл отказался от высказанной им правильной идеи о ведущей роли РНК в белковом синтезе, ошибочно считая, что активация белкового синтеза в бесклеточной системе происходила под влиянием какого-то другого вещества неизвестной природы. В 1954 г. П. Замечник, Д. Литлфилд, Р. Б. Хесин-Лурье и другие обнаружили, что наиболее активное включение аминокислот происходит в богатых РНК фракциях субклеточных частиц — микросом. П. Замечник и Э. Келлер (1953—1954) обнаружили, что включение аминокислот заметно усиливалось в присутствии надосадочной фракции в условиях регенерации АТФ. П. Сикевич (1952) и М. Хогланд (1956) выделили из надосадочной жидкости белковую фракцию (рН 5 фракция), которая была ответственной за резкое стимулирование включения аминокислот в микросомах. Наряду с белками в надосадочной жидкости был обнаружен особый класс низкомолекулярных РНК, которые теперь называют транспортными РНК (тРНК). В 1958 г. Хогланд и Замечник, а также П. Берг, Р. Свит и Ф. Аллен и многие другие исследователи обнаружили, что для активации каждой аминокислоты необходим свой особый фермент, АТФ и специфическая тРНК. Стало ясно, что тРНК выполняют исключительно функцию адапторов, т. е. приспособлений, которые находят на нуклеиновой матрице (иРНК) место соответствующей аминокислоте в формирующейся белковой молекуле. Эти исследования полностью подтвердили адапторную гипотезу Ф. Крика (1957), предусматривавшую существование в клетке полинуклеотидных адапторов, необходимых для правильного расположения аминокислотных остатков синтезирующегося белка на нуклеиновой матрице. Уже много позднее французский ученый Ф. Шапвиль (1962) в лаборатории Ф. Липмана (Нобелевская премия, 1953) в США весьма остроумно и однозначно показал, что местоположение аминокислоты в синтезирующейся белковой молекуле полностью определяется той специфической тРНК, к которой она присоединена. Адапторная гипотеза Крика была развита в работах Хогланда и Замечника.

К 1958 г. стали известны следующие основные этапы белкового синтеза: 1) активация аминокислоты специфическим ферментом из «рН 5 фракции» в присутствии АТФ с образованием аминоациладенилата; 2) присоединение активированной аминокислоты к специфической тРНК

с высвобождением аденозинмонофосфата (АМФ); 3) связывание аминоксил-тРНК (тРНК, нагруженная аминокислотой) с микросомами и включение аминокислот в белок с высвобождением тРНК. Хогланд (1958) отметил, что на последнем этапе белкового синтеза необходим гуанозинтрифосфат (ГТФ).

### Транспортные РНК и синтез гена

После обнаружения тРНК начались активные поиски их фракционирования и определения нуклеотидной последовательности. Наибольших успехов добился американский биохимик Р. Холли. В 1965 г. он установил структуру аланиновой тРНК из дрожжей. При помощи рибонуклеаз (гуаниловая РНК-аза и панкреатическая РНК-аза) Холли разделил молекулу нуклеиновой кислоты на несколько фрагментов, определил в каждом из них по отдельности нуклеотидную последовательность и затем реконструировал последовательность всей молекулы аланиновой тРНК. Этот путь анализа нуклеотидной последовательности получил название блочного метода. Заслуга Холли состояла главным образом в том, что он научился разделять молекулу РНК не только на мелкие куски, как это делали многие и до него, но и на крупные фрагменты (четвертинки и половинки). Это и дало ему возможность правильно собрать отдельные маленькие куски воедино и тем самым воссоздать полную нуклеотидную последовательность всей молекулы тРНК (Нобелевская премия, 1968).

Этот прием сразу же был принят на вооружение во многих лабораториях мира. В течение последующих двух лет в СССР и за рубежом была расшифрована первичная структура сразу нескольких тРНК. А. А. Баев (1967) и сотрудники впервые установили последовательность нуклеотидов в дрожжевой валиновой тРНК. К настоящему времени изучено уже более десятка различных индивидуальных тРНК. Своеобразный рекорд в определении нуклеотидной последовательности установлен в Кембридже Ф. Сенгером и Г. Браунли. Эти исследователи разработали удивительно изящный метод разделения олигонуклеотидов и установили последовательность так называемой 5 S (рибосомной) РНК из клеток кишечной палочки (1968). Эта РНК состоит из 120 нуклеотидных остатков и в отличие от тРНК не содержит дополнительных минорных оснований, которые заметно облегчают анализ нуклеотидной последовательности, служа уникальными ориентирами отдельных фрагментов молекулы. В настоящее время благодаря использованию метода Сенгера и Браунли успешно продвигается работа по изучению последовательности длинных рибосомных РНК и некоторых вирусных РНК в лаборатории Ж. Эбеля (Франция) и других исследователей.

А. А. Баев и сотрудники (1967) обнаружили, что разрезанная пополам валиновая тРНК восстанавливает свою макромолекулярную структуру в растворе и, несмотря на дефект в первичной структуре, обладает функциональной активностью исходной (нативной) молекулы. Этот подход — реконструкция разрезанной макромолекулы после удаления определенных фрагментов — оказался весьма перспективным. Он широко используется сейчас для выяснения функциональной роли отдельных участков тех или иных тРНК.

В последние годы достигнут большой успех в получении кристаллических препаратов индивидуальных тРНК. Сейчас в нескольких лабораториях в США и Англии удалось закристаллизовать уже многие тРНК. Это позволило исследовать структуру тРНК при помощи рентгенострук-

турного анализа. В 1970 г. Р. Бок представил первые рентгенограммы и трехмерные модели нескольких тРНК, созданные им в Висконсинском университете. Эти модели помогают определить локализацию отдельных функционально активных участков в тРНК и понять основные принципы функционирования этих молекул.

Важнейшее значение для раскрытия механизма синтеза белка и решения проблемы специфичности этого процесса имела расшифровка природы генетического кода (см. главу 24), которую без преувеличения можно рассматривать как ведущее завоевание естествознания XX в.

Раскрытие Р. Холли первичной структуры тРНК дало толчок работам Г. Кораны<sup>1</sup> (США) по синтезу олигонуклеотидов и направило их на путь синтеза определенной биологической структуры — молекулы ДНК, кодирующей аланиновую тРНК. Сделанные Кораной почти 15 лет назад первые шаги по химическому синтезу коротких олигонуклеотидов завершились в 1970 г. впервые осуществленным синтезом гена. Корана и его сотрудники сначала из отдельных нуклеотидов синтезировали химическим путем короткие фрагменты длиной в 8—12 нуклеотидных остатков. Эти фрагменты с заданной нуклеотидной последовательностью образовывали спонтанно двузначные комплементарные куски с перекрыванием в 4—5 нуклеотидов. Затем эти готовые куски в нужном порядке поочередно соединяли конец в конец при помощи фермента ДНК-лигазы. Таким образом, в отличие от репликации молекул ДНК, по А. Корнбергу<sup>2</sup> (см. главу 24), Коране удалось заново создать молекулу естественной дву-тяжной ДНК по заранее намеченной программе в соответствии с последовательностью тРНК, описанной Холли. Аналогичным образом сейчас ведутся работы по синтезу других генов (М. Н. Колосов, З. А. Шабарова, Д. Г. Кнорре, 1970—1975).

### Микросомы, рибосомы, трансляция

В середине 50-х годов считалось, что центром белкового синтеза в клетке являются микросомы. Термин микросомы был впервые введен в 1949 г. А. Клодом для обозначения фракции мелких гранул. Позднее выяснилось, что за белковый синтез ответственна не вся фракция микросом, состоящая из мембран и гранул, а только мелкие рибонуклеопротеидные частицы. Эти частицы в 1958 г. были названы Р. Робертсом рибосомами.

Классические исследования бактериальных рибосом были проведены А. Тисьером и Дж. Уотсоном в 1958—1959 гг. Бактериальные рибосомы оказались несколько мельче растительных и животных. Дж. Литлтон (1960), М. Кларк (1964) и Э. Н. Светайло (1966) показали, что рибосомы хлоропластов высших растений и митохондрий принадлежат к бактериальному типу. А. Тисьер и другие (1958) обнаружили, что рибосомы диссоциируют на две неравные субъединицы, содержащие по одной молекуле РНК. В конце 50-х годов считалось, что каждая молекула рибосомной РНК состоит из нескольких коротких фрагментов. Однако А. С. Спирин в 1960 г. впервые показал, что РНК в субчастицах представлены непрерывной молекулой. Д. Уоллер (1960), разделив рибосомные белки при помощи электрофореза в крахмальном геле, установил, что они весь-

<sup>1</sup> За исследования генетического кода Г. Коране и М. Ниренбергу была присуждена в 1968 г. Нобелевская премия.

<sup>2</sup> За открытие полимераза и синтез ДНК А. Корнбергу, а за синтез РНК С. Очоа в 1959 г. была присуждена Нобелевская премия.



ма гетерогенны. Первое время многие сомневались в данных Уоллера, поскольку казалось, что белок рибосомы должен быть строго гомогенным, как, например, белок ВТМ. В настоящее время в результате исследований Д. Уоллера, Р. Траута, П. Трауба и других биохимиков стало известно, что в состав собственно рибосомных частиц входит более 50 совершенно различных по структуре белков. А. С. Спирину в 1963 г. удалось впервые развернуть рибосомные субчастицы и показать, что рибосомы представляют собой компактно скрученный рибонуклеопротеидный тиз, который в определенных условиях может разворачиваться. В 1967—1968 гг. М. Номура полностью реконструировал биологически активную субчастицу из рибосомной РНК и белка и даже получил такие рибосомы, в которых белок и РНК принадлежали разным микроорганизмам.

До сегодняшнего дня неясна роль рибосомной РНК. Предполагается, что она является той уникальной специфической матрицей, на которой при формировании рибосомной частицы находит строго определенное место каждый из многочисленных рибосомных белков (А. С. Спирин, 1968).

А. Рич (1962) обнаружил агрегаты из нескольких рибосом, соединенных между собой нитью иРНК. Эти комплексы были названы полисомами. Обнаружение полисом позволило Ричу и Уотсону (1963) высказать предположение, что синтез полипептидной цепи происходит на рибосоме, которая как бы продвигается по цепочке иРНК. По мере продвижения рибосомы по цепочке иРНК в частице совершается считывание информации и образование полипептидной цепи белка, а новые рибосомы поочередно присоединяются к высвобождающемуся прочитанному концу иРНК. Из данных Рича и Уотсона следовало, что значение полисом в клетке состоит в массовой продукции белка путем последовательного прочитывания матрицы сразу несколькими рибосомами.

В результате исследований М. Ниренберга, С. Очоа, Ф. Липмана, Г. Кораны и других в 1963—1970 гг. стало известно, что наряду с иРНК, рибосомами, АТФ и аминоацил-тРНК в процессе трансляции принимает участие большое количество разнообразных факторов, а сам процесс трансляции может быть условно разделен на три этапа — инициацию, собственно трансляцию и терминацию.

Инициация трансляции означает синтез первой пептидной связи в комплексе рибосома — матричный полинуклеотид — аминоацил-тРНК. Такой инициаторной активностью обладает не всякая аминоацил-тРНК, а формилметионил-тРНК. Это вещество было впервые выделено в 1964 г. Ф. Сенгером и К. Маркером. С. Бретчер и К. Маркер (1966) показали, что инициаторная функция формилметионил-тРНК обусловлена ее повышенным сродством к пептидильному центру рибосомы. Для начала трансляции крайне важны также некоторые белковые факторы инициации, которые были выделены в лабораториях С. Очоа, Ф. Гро и других исследовательских центрах. После образования первой пептидной связи в рибосоме начинается собственно трансляция, т. е. последовательное присоединение аминоацильного остатка к С-концу полипептида. Многие детали процесса трансляции изучили К. Монро и Дж. Бишоп (Англия), И. Рыхлик и Ф. Шорм (ЧССР), Ф. Липман, М. Бретчер, В. Гилберт (США) и другие исследователи. В 1968 г. А. С. Спирин для объяснения механизма работы рибосомы предложил оригинальную гипотезу. Приводным механизмом, обеспечивающим все пространственные перемещения тРНК и иРНК во время трансляции, является периодическое размыкание и смыкание субчастиц рибосомы. Окончание трансляции закодировано в самой считываемой матрице, которая содержит терминирующие кодоны. Как показал С. Бреннер (1965—1967), такими кодонами являются триплеты УАА, УАГ и УГА. М. Капеччи (1967) выявил также

специальные белковые факторы терминации. А. С. Спириным и Л. П. Гавриловой описан так называемый «неферментативный» синтез белка в рибосомах (1972—1975) без участия белковых факторов. Это открытие важно для понимания происхождения и эволюции биосинтеза белка.

## Регуляция активности генов и белков

После проблемы специфичности белкового синтеза на первом месте в молекулярной биологии оказалась проблема регуляции синтеза белков, или, что то же самое, регуляции активности генов.

Функциональная неравнозначность клеток и связанные с ней репрессия и активация генов давно привлекали внимание генетиков, но до последнего времени реальный механизм контроля генной активности оставался неизвестным.

Первые попытки объяснить регуляторную активность генов были связаны с изучением гистонных белков. Еще супруги Стэдман<sup>1</sup> в начале 40-х годов XX в. высказывали мысль, что именно гистоны могут играть в этом явлении основную роль. В дальнейшем они получили первые четкие данные о различиях в химической природе гистонных белков. В настоящее время количество фактов, свидетельствующих в пользу этой гипотезы, с каждым годом все более возрастает.

В то же время накапливается все большее число данных, говорящих о том, что регуляция генной активности — гораздо более сложный процесс, чем простое взаимодействие участков генов с молекулами гистонных белков. В 1960—1962 гг. в лаборатории Р. Б. Хесина-Лурье было выяснено, что гены фагов начинают считываться неодновременно: гены фага Т2 можно разделить на ранние, функционирование которых происходило в первые минуты заражения бактериальной клетки, и поздние, начинавшие синтезировать иРНК после завершения работы ранних генов.

В 1961 г. французские биохимики Ф. Жакоб и Ж. Моно предложили схему регуляции активности генов, которая сыграла исключительную роль в понимании регуляторных механизмов клетки вообще. Согласно схеме Жакоба и Моно, в ДНК кроме структурных (информационных) генов имеются еще гены-регуляторы и гены-операторы. Ген-регулятор кодирует синтез специфического вещества — репрессора, который может присоединяться как к индуктору, так и к гену-оператору. Ген-оператор сцеплен со структурными генами, а ген-регулятор находится на некотором отдалении от них. Если в среде нет индуктора, например, лактозы, то синтезируемый геном-регулятором репрессор связывается с геном-оператором и, блокируя его, выключает работу всего оперона (блок структурных генов вместе с управляющим ими оператором). Образование фермента в этих условиях не происходит. Если же в среде появляется индуктор (лактоза), то продукт гена-регулятора — репрессор — связывается с лактозой и снимает блок с гена-оператора. В этом случае становится возможной работа структурного гена, кодирующего синтез фермента, и фермент (лактоза) появляется в среде.

По мнению Жакоба и Моно, эта схема регуляции применима ко всем адаптивным ферментам и может иметь место как при репрессии, когда образование фермента подавляется избытком продукта реакции, так и

<sup>1</sup> E. Stedman, E. Stedman. The basic proteins of cell nuclei.— *Philosoph. Trans. Roy. Soc. London*, 1951, v. 235, 565—595.

при индукции, когда внесение субстрата вызывает синтез фермента. За исследования регуляции активности генов Жакоб и Моно были удостоены в 1965 г. Нобелевской премии.

Первоначально эта схема казалась слишком надуманной. Однако впоследствии выяснилось, что регуляция генов по этому принципу имеет место не только у бактерий, но и у других организмов.

Начиная с 1960 г. заметное место в молекулярной биологии занимают исследования организации генома и структуры хроматина у эукариотических организмов (Дж. Боннер, Р. Бриттен, В. Олфри, П. Уокер, Ю. С. Ченцов, И. Б. Збарский и др.) и по регуляции транскрипции (А. Мирский, Г. П. Георгиев, М. Бернстил, Д. Голл, Р. Цанев, Р. И. Салганик). Долгое время оставалась неизвестной и спорной природа репрессора. В 1968 г. М. Пташне (США) показал, что репрессором является белок. Он выделил его в лаборатории Дж. Уотсона и обнаружил, что репрессор, действительно, обладает сродством к индуктору (лактозе) и одновременно «узнает» ген-оператор лак-оперона и специфически связывается с ним.

В последние 5—7 лет получены данные о наличии еще одной управляющей ячейки генной активности — промоторе. Оказалось, что по соседству с операторным участком, к которому присоединяется продукт, синтезированный на гене-регуляторе — белковом веществе репрессора, имеется другой участок, который также следует отнести к членам регуляторной системы генной активности. К этому участку присоединяется белковая молекула фермента РНК-полимеразы. В промоторном участке должно произойти взаимное узнавание уникальной последовательности нуклеотидов в ДНК и специфической конфигурации белка РНК-полимеразы. От эффективности узнавания будет зависеть осуществление процесса считывания генетической информации с данной последовательностью генов оперона, примыкающего к промотору.

Кроме описанной Жакобом и Моно схемы, в клетке существуют и другие механизмы регуляции генов. Ф. Жакоб и С. Бреннер (1963) установили, что регуляция репликации бактериальной ДНК определенным образом контролируется клеточной мембраной. Опыты Жакоба (1954) по индукции разных профагов убедительно показали, что под влиянием различных мутагенных факторов в клетке лизогенных бактерий начинается избирательная репликация гена профага, а репликация генома хозяина блокируется. В 1970 г. Ф. Белл сообщил о том, что в цитоплазму из ядра могут переходить небольшие молекулы ДНК и уже там транскрибироваться.

Таким образом, регуляция активности генов может осуществляться на уровне репликации, транскрипции и трансляции.

Значительные успехи достигнуты в изучении регуляции не только синтеза ферментов, но и их активности. На явления регуляции активности ферментов в клетке указывали еще в 50-х годах А. Новик и Л. Спиллард. Г. Умбаргер (1956) установил, что в клетке существует весьма рациональный путь подавления активности фермента конечным продуктом цепи реакций по типу обратной связи. Как было установлено Ж. Моно, Ж. Шанже, Ф. Жакобом, А. Парди и другими исследователями (1956—1960), регуляция активности ферментов может осуществляться по аллостерическому принципу. Фермент или одна из его субъединиц, кроме сродства к субстрату, обладает сродством к одному из продуктов цепи реакций. Под влиянием такого продукта-сигнала фермент так изменяет свою конформацию, что утрачивает активность. В результате вся цепь ферментативных реакций выключается в самом начале. На существенную

роль конформационных изменений белка в ферментативных реакциях, а в известном смысле и на наличие аллостерического эффекта, указывали Д. Уимен и Р. Вудворд (1952; лауреат Нобелевской премии, 1965).

### Структура и функции белков

В результате работ Т. Осборна, Г. Гофмейстера, А. Гюрбера, Ф. Шульца и многих других в конце XIX в. были получены многие животные и растительные белки в кристаллическом виде. Примерно в это же время при помощи разных физических методов были установлены молекулярные веса некоторых белков. Так, в 1891 г. А. Сабанев и Н. Александров сообщили, что молекулярный вес овальбумина составляет 14 000; в 1905 г. Э. Рейд установил, что молекулярный вес гемоглобина равен 48 000. Полимерная структура белков была раскрыта в 1871 г. Г. Глазиветцом и Д. Габерманом. Идея о пептидной связи отдельных аминокислотных остатков в белках была высказана Т. Куртиусом (1883). Работы по химической конденсации аминокислот (Э. Шаал, 1871; Г. Шифф, 1897; Л. Бальбиано и Д. Траскиатти, 1900) и синтезу гетерополипептидов (Э. Фишер, 1902—1907, Нобелевская премия, 1902) привели к разработке основных принципов химической структуры белков.

Первый кристаллический фермент (уреаза) был получен в 1926 г. Дж. Самнером (Нобелевская премия, 1946), а в 1930 г. Дж. Нортроп (Нобелевская премия, 1946) получил кристаллический пепсин. После этих работ стало ясно, что ферменты имеют белковую природу. В 1940 г. М. Куниц выделил кристаллическую РНК-азу. К 1958 г. уже было известно более 100 кристаллических ферментов и свыше 500 ферментов, выделенных в некристаллическом виде. Получение высокоочищенных препаратов индивидуальных белков способствовало расшифровке их первичной структуры и макромолекулярной организации.

Большое значение для развития молекулярной биологии вообще и генетики человека, в особенности, имело открытие Л. Полингом (1940) ненормального гемоглобина S, выделенного из эритроцитов людей с тяжелой наследственной болезнью — серповидно-клеточной анемией. В 1955—1957 гг. В. Ингрэм использовал разработанный Ф. Сенгером метод «отпечатков пальцев» (пятен, образуемых отдельными пептидами при хроматографии на бумаге) для анализа продуктов гидролиза гемоглобина S щелочью и трипсином. В 1961 г. Ингрэм сообщил, что гемоглобин S отличается от нормального гемоглобина только по природе одного аминокислотного остатка: в нормальном гемоглобине в седьмом положении цепи находится остаток глютаминовой кислоты, а в гемоглобине S — остаток валина. Тем самым полностью подтвердилось (1949) предположение Полинга, что серповидно-клеточная анемия является болезнью молекулярной природы. Наследуемое изменение всего одного остатка аминокислоты в каждой половинке макромолекулы гемоглобина приводит к тому, что гемоглобин утрачивает способность легко растворяться при низкой концентрации кислорода и начинает кристаллизоваться, что приводит к нарушению структуры клетки. Эти исследования со всей очевидностью показали, что структура белка представляет собой строго определенную аминокислотную последовательность, которая закодирована в геноме. Об исключительном значении первичной структуры белка в формировании уникальной биологически активной конформации макромолекулы свидетельствовали работы К. Анфинсена (1951). Анфинсен показал, что утрачиваемая в результате восстановления биологически активная макрострук-

тура панкреатической рибонуклеазы предопределена аминокислотной последовательностью и может вновь возникать спонтанно при окислении SH-групп остатков цистеина с образованием дисульфидных сшивок в строго определенных местах пептидной цепи фермента.

К настоящему времени детально изучен механизм действия большого числа ферментов и определена структура многих белков.

В 1953 г. Ф. Сенгер установил аминокислотную последовательность инсулина. Этот белок состоит из двух полипептидных цепей, соединенных двумя дисульфидными сшивками. Одна из цепей содержит всего 21 аминокислотный остаток, а другая — 30 остатков. На расшифровку строения этого сравнительно простого белка Сенгер потратил около 10 лет. В 1958 г. за это выдающееся исследование ему была присуждена Нобелевская премия. После создания В. Стейном и С. Муром (1957) автоматического анализатора аминокислот, идентификация продуктов частичного гидролиза белков значительно ускорилась. В 1960 г. Стейн и Мур уже сообщили о том, что им удалось определить последовательность рибонуклеазы, пептидная цепочка которой представлена 124 аминокислотными остатками. В том же году в лаборатории Г. Шрамма в Тюбингене (ФРГ) Ф. Андерер и другие определили аминокислотную последовательность в белке ВТМ. Затем аминокислотная последовательность была определена в миоглобине (А. Эдмунсон) и  $\alpha$ - и  $\beta$ -цепях гемоглобина человека (Г. Браунитцер, Э. Шредер и др.), лизоциме из белка куриного яйца (Ж. Жолле, Д. Кейфилд). В 1963 г. Ф. Шорм и Б. Кейл (ЧССР) установили последовательность аминокислот в молекуле химотрипсिनогена. В том же году была определена аминокислотная последовательность трипсिनогена (Ф. Шорм, Д. Уолш). В 1965 г. К. Такахаши установил первичную структуру рибонуклеазы Т<sub>1</sub>. Затем последовательность аминокислот была определена еще у нескольких белков.

Как известно, окончательным доказательством правильности определения той или иной структуры является ее синтез. В 1969 г. Р. Мерифилд (США) впервые осуществил химический синтез панкреатической рибонуклеазы. При помощи разработанного им метода синтеза на твердофазовом носителе Мерифилд присоединял к цепочке одну аминокислоту за другой в соответствии с той последовательностью, которая была описана Стейном и Муром. В результате он получил белок, который по своим качествам был идентичен панкреатической рибонуклеазе А. За раскрытие строения рибонуклеазы В. Стейну, С. Муру и К. Анфинсену была в 1972 г. присуждена Нобелевская премия. Этот синтез природного белка открывает грандиозные перспективы, указывая на возможность создания любых белков в соответствии с заранее запланированной последовательностью.

Из рентгеноструктурных исследований У. Астбери (1933) следовало, что пептидные цепи белковых молекул скручены или уложены каким-то строго определенным образом. Начиная с этого времени, многие авторы высказывали различные гипотезы о способах укладки белковых цепей, но до 1951 г. все модели оставались умозрительными построениями, не отвечавшими экспериментальным данным. В 1951 г. Л. Полинг и Р. Кори опубликовали серию блестящих работ, в которых окончательно была сформулирована теория вторичной структуры белков — теория  $\alpha$ -спирали. Наряду с этим стало также известно, что белки обладают еще третичной структурой:  $\alpha$ -спираль пептидной цепи может быть определенным образом сложена, образуя довольно компактную структуру.

В 1957 г. Дж. Кендрю и его сотрудники впервые предложили трехмерную модель структуры миоглобина. Эта модель затем уточнялась в течение нескольких лет, пока в 1961 г. не появилась итоговая работа с характеристикой пространственной структуры этого белка. В 1959 г. М. Перутц и сотрудники установили трехмерную структу-

ру гемоглобина. На эту работу исследователи затратили более 20 лет (первые рентгенограммы гемоглобина были получены Перутцем в 1937 г.). Поскольку молекула гемоглобина состоит из четырех субъединиц, то, расшифровав его организацию, Перутц тем самым впервые описал четвертичную структуру белка. За работы по определению трехмерной структуры белков Кендрию и Перутцу в 1962 г. была присуждена Нобелевская премия.

Создание Перутцем пространственной модели структуры гемоглобина позволило приблизиться к пониманию механизма функционирования этого белка, который, как известно, осуществляет перенос кислорода в животных клетках. Еще в 1937 г. Ф. Гауровиц пришел к выводу о том, что взаимодействие гемоглобина с кислородом воздуха должно сопровождаться изменением структуры белка. В 60-х годах Перутц и его сотрудники обнаружили заметное смещение цепей гемоглобина после его окисления, вызывавшееся сдвигом атомов железа в результате связывания с кислородом. На этой основе сформировались представления о «дыхании» белковых макромолекул.

В 1960 г. Д. Филлипс и его сотрудники начали рентгеноструктурные исследования молекулы лизоцима. К 1967 г. им более или менее точно удалось установить детали организации этого белка и локализацию отдельных атомов в его молекуле. Кроме этого, Филлипс выяснил характер присоединения лизоцима к субстрату (триацетилглюкозамину). Это позволило воссоздать механизм работы этого фермента. Таким образом, знание первичной структуры и макромолекулярной организации дало возможность не только установить природу активных центров многих ферментов, но и полностью раскрыть механизм функционирования этих макромолекул.

Использование методов электронной микроскопии помогло раскрыть принципы макромолекулярной организации таких сложных белковых образований, как нити коллагена, фибриногена, сократительных фибрилл мышц и др. В конце 50-х годов были предложены модели мышечного сократительного аппарата. Исключительное значение для понимания механизма мышечного сокращения имело открытие В. А. Энгельгардтом и М. Н. Любимовой (1939) АТФ-азной активности миозина. Это означало, что в основе акта мышечного сокращения лежит изменение физико-химических свойств и макромолекулярной организации сократительного белка под влиянием аденозинтрифосфорной кислоты (см. также главу 11).

Для понимания принципов сборки биологических структур существенное значение имели вирусологические исследования (см. главу 25).

## Нерешенные проблемы

Основные успехи в современной молекулярной биологии достигнуты в основном в результате изучения нуклеиновых кислот. Тем не менее даже в этой области еще далеко не все проблемы разрешены. Больших усилий потребует, в частности, расшифровка всей нуклеотидной последовательности генома. Эта проблема в свою очередь неразрывно связана с проблемой гетерогенности ДНК и требует разработки новых совершенных методов фракционирования и выделения индивидуальных молекул из суммарного генетического материала клетки.

До сих пор усилия в основном были сосредоточены на раздельном изучении белков и нуклеиновых кислот. В клетке же эти биополимеры неразрывно связаны друг с другом и функционируют главным образом в форме нуклеопротеидов. Поэтому сейчас с особой остротой проявилась необходимость изучения взаимодействия белков и нуклеиновых кислот. На первый план выдвигается проблема узнавания белками определенных участков нуклеиновых кислот. Уже наметились шаги к изучению такого взаимодействия этих биополимеров, без которого невозможно полное пони-

вание структуры и функций хромосом, рибосом и других структур. Без этого невозможно также уяснить регуляцию активности генов и окончательно расшифровать принципы работы белоксинтезирующих механизмов.

После работ Жакоба и Моно появились некоторые новые данные о регуляторном значении мембран в синтезе ядерного материала. Это ставит задачу более глубокого исследования роли мембран в регуляции репликации ДНК. В целом проблема регуляции активности генов и клеточной активности вообще стала одной из важнейших проблем современной молекулярной биологии.

### **Современное состояние биофизики**

В тесной связи с проблемами молекулярной биологии шло развитие биофизики. Интерес к этой области биологии стимулировался, с одной стороны, необходимостью всестороннего изучения действия на организм различного рода излучений, с другой — потребностью исследования физических и физико-химических основ жизненных явлений, протекающих на молекулярном уровне.

Получение точных сведений о молекулярных структурах и совершающихся в них процессах стало возможным в результате применения новых тонких физико-химических методов. На основе достижений электрохимии удалось усовершенствовать метод измерения биоэлектрических потенциалов, применив ионно-избирательные электроды (Г. Эйзенман, Б. П. Никольский, Кхури, 50—60-е годы). Все шире входит в практику инфракрасная спектроскопия (с использованием лазерных устройств), позволяющая исследовать конформационные изменения белков (И. Плотников, 1940). Ценные сведения дает также метод электронного парамагнитного резонанса (Е. К. Завойский, 1944) и биохемилюминесцентный метод (Б. Н. Тарусов и др., 1960), которые позволяют, в частности, судить о транспорте электронов при окислительных процессах.

К 50-м годам биофизика завоевывает уже прочное положение. Возникает потребность в подготовке квалифицированных специалистов. Если в 1911 г. в Европе только в университете г. Печ, в Венгрии, была кафедра биофизики, то к 1973 г. такие кафедры существуют почти во всех крупных университетах.

В 1960 г. было организовано Международное общество биофизиков. В августе 1961 г. состоялся первый Международный биофизический конгресс в Стокгольме. Второй конгресс был проведен в 1965 г. в Париже, третий — в 1969 г. в Бостоне, четвертый — в 1972 г. в Москве.

В биофизике сохраняется четкое разграничение между двумя различными по содержанию направлениями — молекулярной биофизикой и клеточной биофизикой. Это разграничение получает и организационное выражение: создаются отдельные кафедры этих двух направлений биофизики. В Московском университете первая кафедра биофизики была создана в 1953 г. на биолого-почвенном факультете, несколько позже возникла кафедра биофизики на физическом факультете. По такому же принципу организовывались кафедры во многих других университетах.

### **Молекулярная биофизика**

В последние годы все больше укреплялась связь молекулярной биофизики с молекулярной биологией, и сейчас бывает иногда трудно определить, где проходит граница раздела между ними. В генеральном наступ-



лении на проблему наследственной информации такая кооперация биофизики с молекулярной биологией неизбежна.

Главным направлением в исследовательской работе является изучение физики нуклеиновых кислот — ДНК и РНК. Применение указанных выше методов и прежде всего рентгеноструктурного анализа способствовало расшифровке молекулярной структуры нуклеиновых кислот. В настоящее время ведутся интенсивные исследования по изучению поведения этих кислот в растворах. Особое внимание уделяется при этом конформационным переходам «спираль-клубок», изучаемым по изменениям вязкости, оптическим и электрическим показателям. В связи с изучением механизмов мутагенеза развиваются исследования по изучению действия ионизирующей радиации на поведение нуклеиновых кислот в растворах, а также действия радиации на нуклеиновые кислоты вирусов и фагов. Всестороннему анализу подвергалось влияние ультрафиолетового излучения, некоторые спектральные участки которого, как известно, хорошо поглощаются нуклеиновыми кислотами. Большой удельный вес в такого рода исследованиях занимает обнаружение активных радикалов нуклеиновых кислот и белков методом электронного парамагнитного резонанса. С применением этого метода связано возникновение целого самостоятельного направления.

Проблема кодирования информации ДНК и РНК и ее передачи при синтезе белка давно интересовала молекулярную биофизику, и физики неоднократно высказывали по этому поводу те или иные соображения (Э. Шредингер, Г. Гамов). Расшифровка генетического кода вызвала многочисленные теоретические и экспериментальные исследования по структуре спирали ДНК, механизму скольжения и закручивания ее нитей, по изучению физических сил, участвующих в данных процессах.

Значительную помощь молекулярная биофизика оказывает молекулярной биологии в изучении структуры белковых молекул при помощи рентгеноструктурного анализа, впервые примененного в 1930 г. Дж. Берналом. Именно в результате использования физических методов в сочетании с биохимическими (ферментативные методы) была вскрыта молекулярная конформация и последовательность расположения аминокислот в ряде белков.

Современные электронно-микроскопические исследования, выявившие наличие в клетках и ее органоидах сложных мембранных систем, стимулировали попытки понять их молекулярное строение (см. главы 10 и 11). Изучается прижизненно химический состав мембран и, в частности, свойства их липидов. Было выяснено, что последние способны к перекислению и неферментативным реакциям цепного окисления (Ю. А. Владимиров и Ф. Ф. Литвин, 1959; Б. Н. Тарусов и др., 1960; И. И. Иванов, 1967), приводящим к нарушению мембранных функций. Для изучения состава мембран стали пользоваться также методами математического моделирования (В. Ц. Пресман, 1964—1968; М. М. Шемякин, 1967; Ю. А. Овчинников, 1972).

### Клеточная биофизика

Знаменательным событием в истории биофизики явилось формирование в 50-х годах четких представлений о термодинамике биологических процессов, в результате чего окончательно отпали предположения о возможности самостоятельного образования энергии в живых клетках вопреки второму закону термодинамики. Понимание действия этого закона в биоло-

гических системах связано с введением бельгийским ученым И. Пригожиным (1945)<sup>1</sup> в биологическую термодинамику понятия открытых систем, обменивающихся с внешней средой энергией и материей. Пригожин показал, что положительная энтропия образуется в живых клетках при рабочих процессах соответственно второму закону термодинамики. Введенные им уравнения определили условия, при которых возникает так называемое стационарное состояние (ранее его именовали также динамическим равновесием), при котором количество свободной энергии (не-гэнтропии), поступающей в клетки с пищей, компенсирует ее расход, а положительная энтропия выводится. Это открытие подкрепило общebiологическую идею о неразрывной связи внешней и внутренней среды клеток. Оно положило начало реальному изучению термодинамики живых систем, в том числе методом моделирования (А. Бэртон, 1939; А. Г. Пасынский, 1967).

Согласно основному принципу биотермодинамики, необходимым условием существования жизни оказывается стационарность в развитии ее биохимических процессов, для осуществления которой необходима координация скоростей многочисленных реакций обмена веществ. На основе новой биофизической термодинамики возникло направление, выделяющее внешние и внутренние факторы, которые обеспечивают эту координацию реакций и делают ее устойчивой. За последние два десятилетия выявлена большая роль в поддержании стационарного состояния системы ингибиторов и особенно антиоксидантов (Б. Н. Тарусов и А. И. Журавлев, 1954, 1958). Установлено, что надежность стационарного развития связана с факторами внешней среды (температурой) и физико-химическими свойствами среды клеток.

Современные принципы биотермодинамики позволили дать физико-химическое истолкование механизму адаптации. По нашим данным, приспособление к условиям внешней среды может происходить только в том случае, если при их изменении организм способен установить стационарность в развитии биохимических реакций (Б. Н. Тарусов, 1974). Встал вопрос о разработке новых методов, которые позволили бы оценивать стационарное состояние прижизненно и прогнозировать его возможные нарушения. Большую пользу сулит внедрение в биотермодинамику и исследование процессов биологической адаптации кибернетических принципов саморегулирующихся систем. Стало ясно, что для решения вопроса об устойчивости стационарного состояния важен учет так называемых возмущающих факторов, к которым относятся, в частности, ферментативные реакции окисления липидов. В последнее время все более расширяются исследования процессов перекисления в липидных фазах живых клеток и нарастания активных радикальных продуктов, нарушающих регуляторные функции мембран. Источником информации об этих процессах служит как обнаружение активных перекисных радикалов, так и перекисных соединений биоллипидов (А. Таппель, 1965; И. И. Иванов, 1965; Е. Б. Бурлакова, 1967 и другие). Для обнаружения радикалов используют биохеомлюминесценцию, возникающую в липидах живых клеток при их рекомбинации.

На основе физико-химических представлений о стабильности стационарного состояния возникли биофизические представления об адаптации растений к изменениям условий внешней среды как нарушении ингибирующих антиокислительных систем (Б. Н. Тарусов, Я. Е. Доскоц,

<sup>1</sup> Общую теорию открытых систем впервые выдвинул Л. Бергаланфи в 1932 г.

Б. М. Китлаев, А. М. Агавердиев, 1968—1972). Это открыло возможность оценивать такие свойства, как морозоустойчивость и солеустойчивость, а также делать соответствующие прогнозы при селекции сельскохозяйственных растений.

В 50-х годах было открыто сверхслабое свечение — биохеомлюминесценция ряда биологических объектов в видимой и инфракрасной частях спектра (Б. Н. Тарусов, А. И. Журавлев, А. И. Поливода). Это стало возможным в результате разработки методов регистрации сверхслабых световых потоков при помощи фотоэлектронных умножителей (Л. А. Кубецкий, 1934). Являясь результатом биохимических реакций, протекающих в живой клетке, биохеомлюминесценция позволяет судить о важных окислительных процессах в цепях переноса электронов между ферментами. Открытие и изучение биохеомлюминесценции имеет большое теоретическое и практическое значение. Так, Б. Н. Тарусов и Ю. Б. Кудряшов отмечают большую роль продуктов окисления ненасыщенных жирных кислот в механизме возникновения патологических состояний, развивающихся под действием ионизирующих излучений, при канцерогенезе и других нарушениях нормальных функций клетки.

В 50-х годах в связи с бурным развитием ядерной физики из биологии выделилась радиобиология, исследующая биологическое действие ионизирующих излучений. Получение искусственных радиоактивных изотопов, создание термоядерного оружия, атомных реакторов и развитие других форм практического использования атомной энергии поставило со всей остротой проблему защиты организмов от вредного действия ионизирующей радиации, разработки теоретических основ профилактики и лечения лучевой болезни. Для этого необходимо было в первую очередь выяснить, какие компоненты клетки и звенья обмена веществ наиболее уязвимы.

Объектом изучения биофизики и радиобиологии стало выяснение природы первичных химических реакций, возникающих в живых субстратах под воздействием энергии излучений. Здесь было важно не только понять механизмы этого явления, но и суметь воздействовать на процесс размена физической энергии на химическую, уменьшить его коэффициент «полезного» действия. Работам в этом направлении положили начало исследования школы Н. Н. Семенова (1933) в СССР и Д. Хиншельвуда (1935) в Англии.

Большое место в радиобиологических исследованиях заняло изучение степени радиационной сопротивляемости различных организмов. Было установлено, что повышенная радиорезистентность (например, грызунов пустынь) обусловлена высокой антиокислительной активностью липидов клеточных мембран (М. Чанг и др., 1964; Н. К. Огрызов и др., 1969). Оказалось, что в формировании антиоксидативных свойств этих систем большую роль играют токоферолы, витамин К и тиосоединения (И. И. Иванов и др., 1972). В последние годы большое внимание привлекают к себе также исследования механизмов мутагенеза. С этой целью изучается действие ионизирующих излучений на поведение нуклеиновых кислот и белков *in vitro*, а также в вирусах и фагах (А. Густафсон, 1945—1950).

Борьба за дальнейшее повышение эффективности химической защиты, поиск более эффективных ингибиторов и принципов ингибирования остаются в этом направлении основными задачами биофизики.

Продвинулось вперед исследование возбужденных состояний биополимеров, определяющих их высокую химическую активность. Наиболее

успешно шло изучение возбужденных состояний, возникающих на первичной стадии фотобиологических процессов — фотосинтеза и зрения.

Так, сделан солидный вклад в понимание первичной активации молекул пигментных систем растений. Установлено большое значение переброски (миграции) энергии возбужденных состояний без потерь с активированных пигментов на другие субстраты. Большую роль в развитии этих представлений сыграли теоретические работы А. Н. Теренина (1947 и позднее). А. А. Красновский (1949) открыл и исследовал реакцию обратимого фотохимического восстановления хлорофилла и его аналогов. Ныне складывается всеобщее убеждение, что в ближайшем будущем можно будет воспроизвести фотосинтез в искусственных условиях (см. также главу 5).

Биофизики продолжают работать над раскрытием природы мышечного сокращения и механизмов нервного возбуждения и проведения (см. главу 11). Актуальное значение приобрели также исследования механизмов перехода от возбужденного состояния к норме. Возбужденное состояние рассматривают теперь как результат автокаталитической реакции, а торможение — как следствие резкой мобилизации ингибиторной антиоксидантной активности в результате молекулярных перегруппировок в таких соединениях, как токоферол (И. И. Иванов, О. Р. Кольс, 1966; О. Р. Кольс, 1970).

Важнейшей общей проблемой биофизики остается познание качественных физико-химических особенностей живой материи. Такие свойства, как способность живых биополимеров избирательно связывать калий или поляризовать электрический ток, не удастся сохранить даже при их самом осторожном извлечении из организма. Поэтому клеточная биофизика продолжает интенсивно разрабатывать критерии и методы для прижизненного исследования живой материи.

\* \* \*

Несмотря на молодость молекулярной биологии, успехи, достигнутые ею в этой области, поистине ошеломляющи. За сравнительно короткий срок установлена природа гена и основные принципы его организации, воспроизведения и функционирования. Более того, осуществлено не только размножение генов *in vitro*, но и впервые завершен полный синтез самого гена. Полностью расшифрован генетический код и разрешена важнейшая биологическая проблема специфичности биосинтеза белка. Выявлены и исследованы главные пути и механизмы образования белка в клетке. Полностью определена первичная структура многих транспортных РНК — специфических молекул-адапторов, осуществляющих перевод языка нуклеиновых матриц на язык аминокислотной последовательности синтезирующегося белка. До конца расшифрована аминокислотная последовательность многих белков и установлена пространственная структура некоторых из них. Это дало возможность выяснять принцип и детали функционирования молекул ферментов. Осуществлен химический синтез одного из ферментов — рибонуклеазы. Установлены основные принципы организации разных субклеточных частиц, многих вирусов и фагов и разгаданы основные пути их биогенеза в клетке. Вскрыты подходы к пониманию путей регуляции активности генов и выяснению регуляторных механизмов жизнедеятельности. Уже простой перечень этих открытий свидетельствует о том, что вторая половина XX в. ознаменовалась огромным прогрессом биологии, который обязан прежде всего углубленному

изучению структуры и функций биологически важнейших макромолекул — нуклеиновых кислот и белков.

Достижения молекулярной биологии уже сегодня используются на практике и приносят ощутимые плоды в медицине, сельском хозяйстве и некоторых отраслях промышленности. Несомненно, что отдача этой науки будет возрастать с каждым днем. Однако главным итогом все же следует считать, что под влиянием успехов молекулярной биологии укрепилась уверенность в существовании неограниченных возможностей на пути раскрытия самых сокровенных тайн жизни.

В будущем, по-видимому, будут открыты новые пути исследования биологической формы движения материи — с молекулярного уровня биологии перейдет на атомарный уровень. Однако сейчас не найдется, пожалуй, ни одного исследователя, который мог бы достаточно реально предсказать развитие молекулярной биологии даже на ближайшие 20 лет.

## Глава 24. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА

Исследователями классического периода развития генетики были выяснены основные закономерности наследования и доказано, что наследственные факторы (гены) сосредоточены в хромосомах. Дальнейший прогресс в изучении закономерностей хранения и реализации генетической информации сдерживался по двум причинам. Во-первых, из-за слишком объемных экспериментов, связанных с более глубоким изучением генов, во-вторых, ввиду невозможности понять работу генов без углубленного исследования превращения молекул, вовлеченных в генетические процессы. Достаточно напомнить, например, что для установления дробимости гена исследователям понадобилось только в одном эксперименте просмотреть несколько сотен тысяч дрозофил. Поэтому переход к генетическим исследованиям микроорганизмов, позволивший избежать указанных трудностей, был вполне закономерен. Такой переход к изучению генетических закономерностей на молекулярном уровне осуществился в 50-х годах.

В 1941 г. Дж. Бидл и Э. Тейтум опубликовали короткую статью «Генетический контроль биохимических реакций у *Neurospora*», в которой сообщили о первых генетических экспериментах на микроорганизмах (см. об этом в главе 7).

В послевоенные годы эти исследования получили широкий размах и проводятся на самых различных биологических объектах.

### Тонкая структура гена

Одно из наиболее существенных достижений молекулярной генетики заключалось в установлении минимальных размеров участков гена, передающихся при кроссинговере<sup>1</sup>, подвергающихся мутации и осуществляющих одну фракцию. Оценки этих величин были получены в 50-е годы С. Бензером при изучении так называемых rII-мутаций бактериофага T4, поражающего кишечную палочку — *E. coli*. Эти мутанты дают быстро формирующиеся негативные колонии (бляшки) на бактериальном газоне (отсюда и происхождение термина r-мутанты — от английского слова rapidly).

Бензер разработал удобный тест для разделения r-мутантов на три группы (rI, rII и rIII) по способности образовывать бляшки определенной формы на различных линиях *E. coli*. В частности, те r-мутанты, которые дают большие, круглые, прозрачные бляшки на линии *E. coli* B и не дают бляшек вовсе на *E. coli* K12 ( $\lambda$ ), являются rII-мутантами. Очевидно, это

<sup>1</sup> В молекулярной генетике вместо термина «кроссинговер» принят термин «рекомбинация», который все чаще начинают использовать и в генетике высших организмов.

позволяет предельно просто выделять из популяции гII фагов все обратные мутанты, т. е. восстановившие свою способность лизировать клетки *E. coli* K12 ( $\lambda$ ).

Выделив несколько сотен гII-мутантов, Бензер для построения генетических карт предпринял всевозможные скрещивания их между собой. Основой для картирования служил широко применяемый в классической (а теперь и в молекулярной) генетике метод трехфакторного скрещивания (метод трех точек). В результате Бензеру удалось с большой точностью расположить в пределах одного гII-гена несколько сотен различных мутаций.

Среди различных внутригенных мутаций Бензер выделил два класса: точечные мутации (мутации минимальной протяженности) и делеции (мутации, занимающие достаточно широкую область гена). Одно из предположений о природе делеций (нехваток) основывалось на признании возможности выпадения последовательности нуклеотидов в молекуле той или иной длины. То, что делеции на самом деле обусловлены выпадением участков ДНК, было доказано впоследствии различными способами (Е. Буржи, В. Шибальский и др.). Если в классической генетике считалось, что делеции могут возникать только на хромосомном уровне, то теперь стало ясно, что такие мутации существуют и на внутригенном уровне. Кстати, именно делеции и позволили Бензеру резко ускорить процесс картирования мутаций.

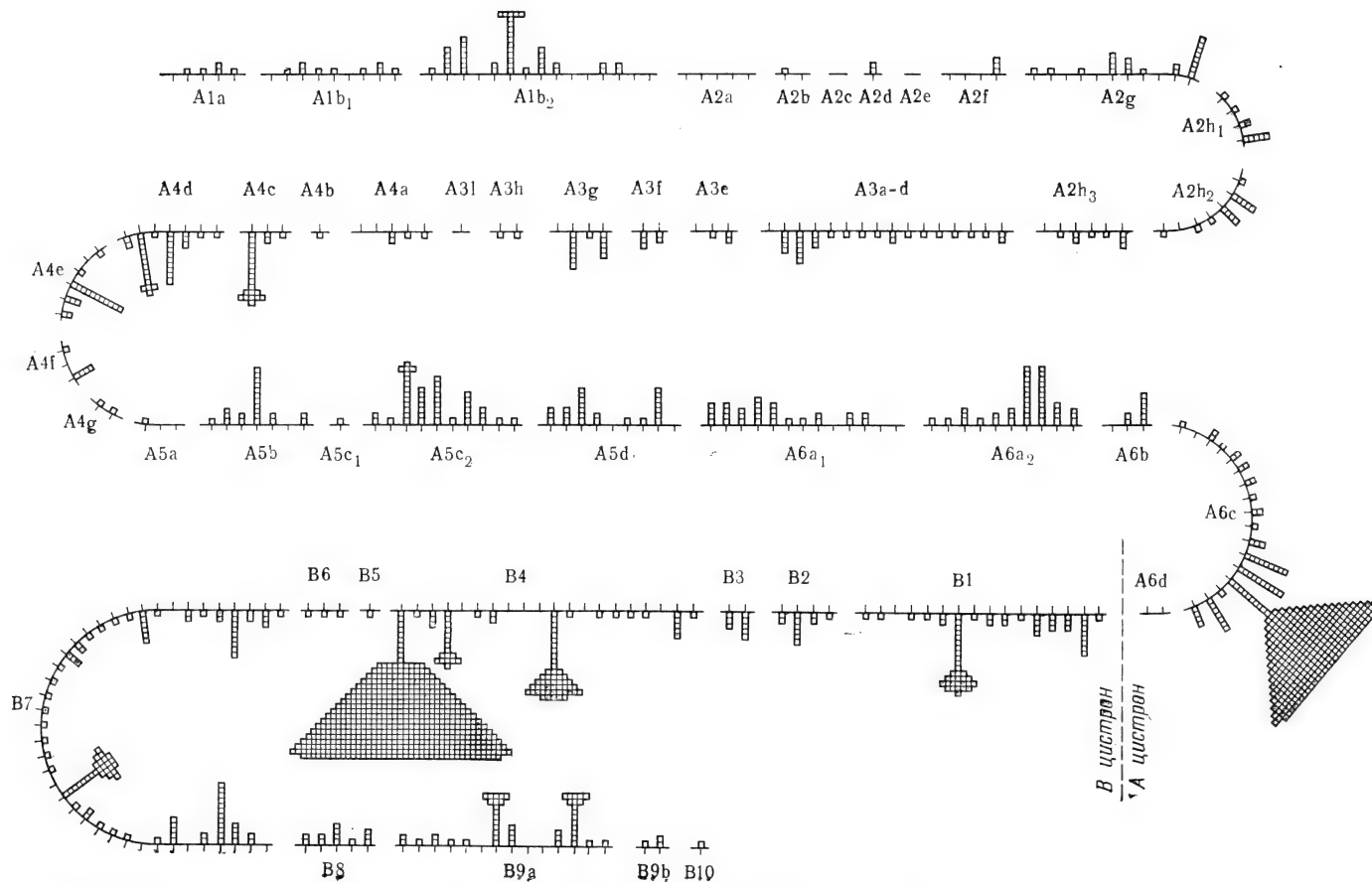
Имея набор делеций, отражающих выпадение участков молекулы ДНК, имеющих разную длину, Бензер пользовался ими как своеобразными линейками для определения локализации картируемого гена.

Установив факт существования точечных мутаций, Бензер задался целью определить минимальную длину участка ДНК, передаваемую при рекомбинации. Оказалось, что эта величина составляет не более нескольких нуклеотидов, т. е. нескольких мономеров полимерной молекулы ДНК. Бензер назвал эту величину реконом. В дальнейшем Ч. Яновский (1964) показал, что рекомбинации могут происходить между смежными парами нуклеотидов в цепях ДНК. Следующим этапом было установление минимальной длины участка, изменения которого достаточно для возникновения мутации, иными словами, определение минимального размера точечной мутации (мутона). По мнению Бензера, эта величина равна нескольким нуклеотидам. Однако последующими тщательными определениями было выявлено, что длина одного мутона не превышает размеров одного нуклеотида.

Оставалось выяснить, что представляет собой на молекулярном уровне третья характеристика гена — управление одной функцией. Для решения этого вопроса Бензер воспользовался ранее разработанным *цис-транс*-тестом, применив его к вирусам. Этот метод состоит в следующем. Требуется узнать, одинаковые или разные функциональные единицы затронуты у двух мутантов. Для этого первый раз мутации используются в *транс*-положении, т. е. когда каждая из них расположена в разных гомологичных хромосомах, а второй раз — в *цис*-положении, когда обе находятся в одной гомологичной хромосоме и вторая при этом нормальна. Если при *транс*-положении обе мутации принадлежат одной функциональной единице, то эти единицы в обеих хромосомах будут повреждены. Указанные явления могут быть проиллюстрированы при помощи таблиц, заимствованных из работ Бензера (см. стр. 476 и 477).

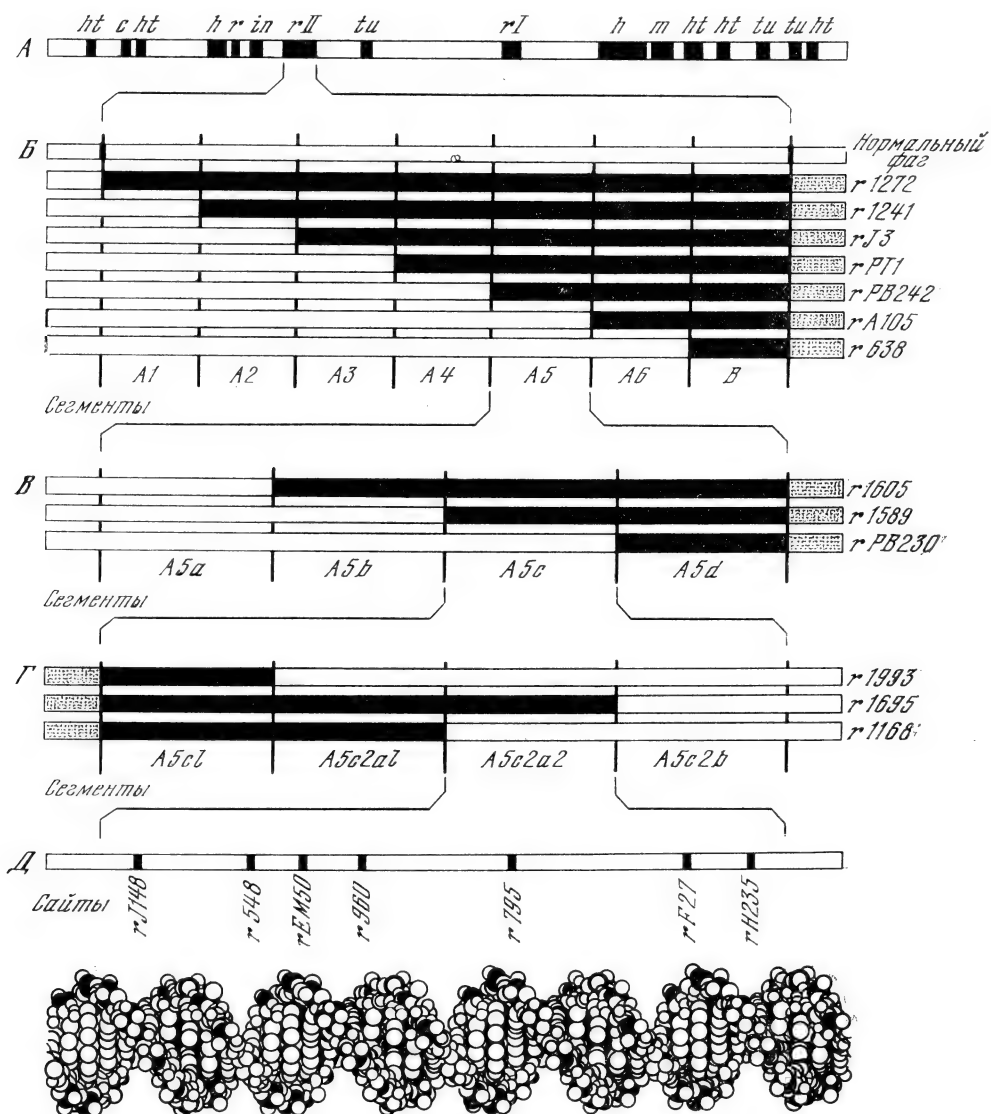
Если же мутации принадлежат двум разным функциональным единицам, то на первой хромосоме будет работать не затронутая мутацией





Генетическая карта спонтанных гII мутаций, выделенных и картированных С. Бенаером (1963)

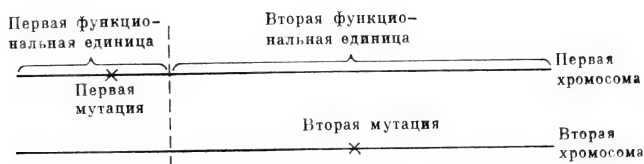
Каждый квадратик представляет собой отдельный мутант



Метод картирования мутаций с помощью делеций различной длины по Бензери (1961)

А — генетическая карта фага Т4 с указанием отдельных генов; Б — использование семи больших делеций (так называемые «замечательные делеции») для выделения большого сегмента, заключающего искомую мутацию; В — дальнейшее ограничение области, заключающей мутацию, в пределах более мелкого сегмента; Г — дальнейшее сужение области, заключающей мутацию, с помощью менее протяженных мутаций; Д — точное картирование мутаций, попавших в сегмент A5c2a2, с помощью рекомбинационного анализа (методом трехфакторного скрещивания)

вторая функциональная единица, а на второй хромосоме будет работать нормальная первая функциональная единица:



Пользуясь этим методом, можно вывести заключение о функциональных единицах, участвующих в формировании данного признака. Сравнивая результаты, полученные в обоих случаях, с результатами экспериментов с мутациями в *cis*-положении, можно точно сказать, затронута ли мутацией одна и та же или же разные функциональные единицы. Данный метод позволил Бензеру охарактеризовать все обнаруженные им *rII*-мутанты и доказать, что они относятся к двум функциональным единицам. Сами единицы он назвал цистронами. Расчет показал, что в цистрон может входить около тысячи нуклеотидов.

Следующим важным этапом в изучении организации генетического материала было подразделение всех генов на два типа: регуляторные гены, т. е. гены, дающие информацию о строении регуляторных белков (репрессоров) и структурные гены, кодирующие строение остальных полипептидных цепей. Эта идея, а также ее экспериментальное доказательство были разработаны французскими исследователями Ф. Жакобом и Ж. Моно (1964) (см. ниже раздел «Регуляция генной активности»).

### Функциональная структура генов

В 1961 г. Жакоб и Моно доказали, что все гены можно подразделить на структурные и регуляторные. После выделения репрессора — продукта, синтезируемого под контролем гена-регулятора (М. Пташне, 1967; В. Гильберт и Б. Мюллер-Хилл), вопрос о структурной организации генов стал особенно актуальным. Мутационная дробимость гена и определение минимального размера участка ДНК, подвергающегося мутированию (мутона), выяснение минимального отрезка ДНК, на границах которого может произойти перекрест (рекона), а также определение функциональной единицы генетической активности (цистрона) было важным шагом в познании структурной организации генетического материала.

Однако в самые последние годы появились новые данные, позволяющие значительно расширить наши представления о структурной организации генов. Было открыто явление многократной повторяемости генов по крайней мере у некоторых, а возможно, и у всех представителей высших организмов.

Было найдено, что количество ДНК в хромосомах некоторых растений (роды *Lilium*, *Lupinus*, *Vicia*, *Thyantha*) и насекомых, имеющих одинаковое число хромосом и близких в систематическом отношении, различается в 4—60 раз. Для объяснения столь резких различий Г. Кэллен в 1967 г. предложил гипотезу о существовании многих копий одних и тех же генов (гипотеза «хозяев и рабов»). Согласно представлениям Кэллена, наличие серий повторяющихся последовательностей генов, из которых в любой данный момент работает лишь одна копия («хозяин»),

а остальные копии находятся в репрессированном состоянии («рабы»), дает возможность объяснить не только большие различия в содержании ДНК в ядре близких видов, но и стабильность генетического материала в эволюции. Перед началом репликации ДНК может проходить процесс коррекции (унификации) основной и подчиненных копий генов. Предполагается, что в ходе такой коррекции соответствующие ферменты могли бы «сверить» структурные совпадения нуклеотидов по длине каждой из копий генов и устранить несовпадающие участки.

Пока трудно судить о том, насколько справедлива эта гипотеза, но уже накапливаются факты, подтверждающие ее основные положения<sup>1</sup>.

### Генетический код

Постановка проблемы молекулярной природы генетического кода стала возможной после установления строения материального носителя генетической информации — молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты. Гипотеза о строении ДНК, полностью подтвержденная последующими экспериментами, была предложена в 1953 г. Ф. Криком и Дж. Уотсоном (см. также главу 23).

Многочисленные эксперименты биохимиков и генетиков дали убедительные доказательства в пользу того, что основная функция генов заключается в кодировании белков. Это было предсказано еще Бидлом и Тейтумом (1944), провозгласившими правило: «один ген — один фермент». Данная формула получила подтверждение, но в нее было внесено одно уточнение. Так как один фермент может состоять из нескольких белковых молекул (полипептидных цепей), то следует считать, что один ген определяет одну полипептидную цепь.

Выяснение основной функции гена как хранителя информации о строении определенной полипептидной цепи поставило перед молекулярной генетикой вопрос исключительной важности: каким образом осуществляется перенос информации от генетических структур (ДНК) к морфологическим структурам, иначе говоря, каким образом записана генетическая программа и как она реализуется в клетке.

Согласно модели Уотсона — Крика, генетическую информацию в ДНК несет последовательность расположения оснований. Таким образом, в ДНК заключены четыре элемента генетической информации. В то же время в белках было обнаружено 20 основных аминокислот. Необходимо было выяснить, как язык четырехбуквенной записи в ДНК может быть переведен на язык двадцатибуквенной записи в белках. Решающий вклад в разработку этого механизма был внесен Г. Гамовым (1954, 1957). Он предположил, что для кодирования одной аминокислоты используется сочетание из трех нуклеотидов ДНК<sup>2</sup>. Эта элементарная единица наследственного материала, кодирующая одну аминокислоту, получила название кодона.

Хотя предположение Гамова о тринуклеотидном составе кодона выглядело логически безупречным, доказать его экспериментально долгое время не удавалось. На протяжении семи лет со времени публикации

<sup>1</sup> См. обзор на эту тему: R. Holliday. The organization of DNA in eukariotic chromosomes.— In: 20th Symposium of the Society for General Microbiology, 1970, p. 359—380.

<sup>2</sup> Нуклеотидом называют соединение, состоящее из сахара (дезоксирибоза), фосфата и основания и образующее элементарный мономер ДНК.

первой работы Гамова (1954) проблему организации генетического кода пытались чисто теоретически разрешить многие исследователи.

Не вдаваясь в подробности, все типы предложенных кодов (за небольшим исключением) можно разделить на три типа: сплошной перекрывающийся код, сплошной неперекрывающийся код и код с запятыми. В конце 1961 г., когда многим стало казаться, что эта проблема вряд ли будет в ближайшие десятилетия разрешена, была опубликована работа кембриджской группы исследователей (Ф. Крик, Л. Барнет, С. Бреннер и Р. Ваттс-Тобин), выяснивших тип кода и установивших его общую природу. Важным моментом в их работе было то, что они с самого начала строго поставили вопрос о роли начальной, стартовой точки в гене. Их основной постулат, который они блестяще доказали, заключался в том, что в каждом гене есть строго фиксированная начальная точка, с которой фермент, синтезирующий РНК, начинает «прочтение» гена, причем читает его в одном направлении и непрерывно. Экспериментальная часть работы базировалась на модели гII-мутантов фага Т4. Используя эту модель, авторы доказали, что размер кодона действительно равен трем нуклеотидам и что наследственная информация, записанная в ДНК, читается от начальной точки гена «без запятых и промежутков».

Доказательство свелось к получению точечных гII-мутантов, супрессоров этих мутантов и различных рекомбинантов. Крик с сотрудниками воспользовались свойством весьма интересных мутагенов — красителей акридинового ряда — вызывать вставку или выпадение одного нуклеотида в ДНК. Исходя из гипотезы, что чтение генетической матрицы осуществляется с фиксированной точки тройками оснований, авторы резонно предположили, что при вставке и выпадении нуклеотидов, начиная с измененной точки, чтение ДНК будет осуществляться неверно:

Правильная запись	ABC	ABC	ABC	ABC	ABC	ABC
Мутация типа «вставки»	ABC	ABV	CAB	CAB	CAB	CAB
			↑ Лишняя «буква»			
Мутация типа «выпадения»	ABC	AVA	BCA	BCA	BCA	BCC
		↓ Выпадение основания				

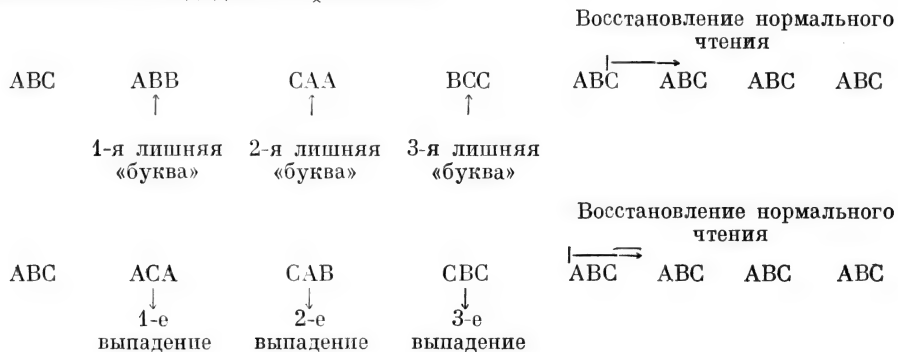
Очевидно, что при обоих повреждениях можно добиться возвращения к правильной фазе чтения единственным образом: в первом случае при выпадении либо самой лишней буквы, либо буквы, расположенной рядом с ней; во втором случае при вставке вместо выпавшей буквы находящейся по соседству с ней. В обоих случаях произойдет восстановление нормального (дикого) генотипа и фенотипа, если буква, исправляющая чтение, появится где-то рядом по соседству с измененной точкой:

Неправильно читавшийся участок	Правильно читавшийся участок				
ABV	CAB	ABC	ABC	ABC	ABC
Лишняя «буква» В	Выпадение «буквы» С				

Получив под действием аналога акридина — профлавина — ряд гII-мутантов, потерявших нормальную фазу чтения на всем протяжении гена,

и осуществив затем вторую мутацию противоположного знака по соседству с первым повреждением (супрессоры первых мутаций), авторы получили фаги с псевдодиким фенотипом.

Доказательство трехбуквенного состава генетического кода было получено в дальнейших экспериментах, когда при помощи рекомбинации авторы совместили в одном геноме три мутации одного знака. Были получены фаги, несшие по три мутации вставки или по три мутации выпадения. Так как изменение чтения на три буквы должно было сместить чтение на число букв, кратное величине кодона, следовало ожидать восстановления псевдодикого фенотипа:



Именно этот результат и был зарегистрирован в эксперименте. Фаги псевдодикого фенотипа возникали только при сочетании трех повреждений одного знака, а не при сочетании двух или четырех одинаковых повреждений.

## Репликация ДНК

Причиной быстрого признания гипотезы Уотсона и Крика послужило то, что авторы не только предложили модель строения ДНК, но и рассмотрели механизм ее репликации. Согласно их гипотезе, последовательность оснований в одной нити ДНК однозначно задавала последовательность оснований в другой нити. Следует подчеркнуть, что абсолютно та же идея репликации в общем виде (без указания на ДНК-овую природу генетической информации) была предложена задолго до этого советским ученым Н. К. Кольцовым (1928).

Уотсон и Крик далее предположили, что две нити ДНК раскручиваются и на каждой из них в соответствии с правилами комплементарности синтезируются дочерние нити. Таким образом, каждая новая молекула ДНК должна содержать одну родительскую нить и одну дочернюю. Этот тип (полуконсервативный) репликации к концу 50-х годов был экспериментально обоснован в опытах на бактериях (М. Мезельсон, Ф. Сталь, Д. Рольф). Опыты на высших организмах также косвенно говорили о правильности этого вывода (Д. Тейлор и др.). В это же время А. Корнберг выделил фермент, который, как он считал, осуществлял синтез ДНК (Нобелевская премия, 1959). Для работы фермента было необходимо наличие затравочной ДНК и всех четырех предшественников ДНК (дезоксирибонуклеозидтрифосфатов). В последующем десятилетии биохимики получили огромное количество фактов о характере протекания репликационного процесса. Было выделено и охарактеризовано несколько типов ферментов, осуществляющих репликацию (ДНК-полимераз).

В конце 60-х годов было установлено, что наряду с процессом нормальной полуконсервативной репликации в клетках всех без исключения организмов (в том числе и человека) осуществляется еще один процесс репликации ДНК, протекающий во время репарации ДНК. Если ДНК оказывается поврежденной после воздействия на нее ряда физических и химических факторов, специальные репарирующие ферменты (нуклеазы) вырезают эти поврежденные участки, после чего бреши заделываются специальными репарирующими ДНК-полимеразами. Не исключено, что выделенный Корнбергом фермент как раз относится к этому виду полимераз.

Воспользовавшись репарирующими ферментами, А. Корнберг, Р. Синс-хеймер и М. Гулиан в 1969 г. смогли в бесклеточной системе воспроизвести синтез инфекционной фаговой ДНК для одного из мельчайших фагов — ф X174. Авторы использовали готовую родительскую нить ДНК этого фага и на ней синтезировали копии ДНК.

Заново синтезировать ген удалось в 1968—1971 гг. американскому исследователю Г. Коране (Нобелевская премия, 1968). Он чисто химически собрал ген для одной из транспортных РНК, последовательно добавляя к синтезируемой молекуле новые нуклеотиды.

Принципиально новый тип репликации ДНК был доказан в конце 1970 г. в лабораториях С. Шпигельмана (на лимфоцитах человека) и Г. Темина (на фибробластах цыпленка и крысы, зараженных вирусом саркомы Рауса). Эти исследователи установили, что имеется особый фермент ДНК-полимераза, использующий в качестве матрицы не ДНК, а РНК. Сама идея о том, что РНК может послужить шаблоном для синтеза ДНК, была высказана в 1961 г. советским генетиком С. М. Гершензоном и в 1964 г. американцем Теминым. После выделения этого фермента (получившего название обратной транскриптазы) сразу в трех лабораториях в США в 1972 г. удалось синтезировать гены, кодирующие гемоглобин животных и человека (Шпигельман и соавторы; Д. Балтимор и соавторы и Ф. Ледер и соавторы). Затем обратная транскрипция была обнаружена у широкого круга объектов.

Новым моментом в схеме репликации ДНК было установление того, что репликация осуществляется, по-видимому, участками размером около 1000 нуклеотидов (Р. Оказаки, 1968 и позднее). Прерывистый синтез ДНК («фрагмента Оказаки») был обнаружен как в микробных клетках и у фагов, так и в клетках растений и животных. Правда, окончательного доказательства, что репликация ДНК происходит фрагментами, до сих пор не получено.

### **Генетический контроль синтеза белков**

Важнейшим достижением молекулярной генетики было выяснение цепи реакций, обеспечивающих передачу информации от ДНК к белку. Цитохимически было доказано, что ДНК локализована главным образом в ядре клеток. Синтез же белка, как показали исследования начала 50-х годов, происходит в основном в цитоплазме (Ж. Браше, Б. В. Кедровский). Каким образом ядро может осуществлять контроль за синтезом белка в цитоплазме? В настоящее время эта проблема полностью решена.

Еще в 30-х годах XX в. было установлено, что в клетках наряду с ДНК содержится второй класс нуклеиновых кислот — рибонуклеиновые кислоты (РНК). В отличие от ДНК в РНК вместо сахара дезоксири-



бозы содержится также пятичленный углевод — рибоза, а одно из пири-  
мидиновых оснований — тимин — заменено на урацил. Кроме того, было  
показано, что РНК, как правило, не двуспиральна, а однонитчатая.

Уже в опытах Браше (1942) и Кедровского (1951), а затем в обшир-  
ных экспериментах ряда лабораторий (Т. Касперсон, А. Мирский, В. Ол-  
фри, П. Замечник и др.) было показано, что интенсивный синтез белка  
происходит в тех участках клетки, где сосредоточено много РНК. Методы  
цитохимического анализа и электронной микроскопии позволили в начале  
60-х годов четко подтвердить этот вывод. Само собой напрашивалось  
предположение, что именно РНК, близкая по своему составу к ДНК,  
переносит информацию с ДНК на белок (см. также главу 23). Это пред-  
положение, высказывавшееся в устной и печатной форме многими уче-  
лыми (Ф. Крик, С. Шпигельман, А. Н. Белозерский и А. С. Спири-  
н и др.), было воплощено в четкую гипотезу лишь в 1961 г. Ф. Жакобом  
и Ж. Моно. Они предсказали свойства такой РНК (высокий молеку-  
лярный вес, сравнимый с весом участка ДНК, содержащего один ген;  
комплементарность к генам; быстрый синтез и высокая метаболическая  
активность), назвав ее «информационной РНК». После работ Жакоба и  
Моно в кратчайший срок (в том же 1961 г.) в ряде американских и  
японских лабораторий было доказано существование информационной  
РНК, или сокращенно иРНК (Ф. Гро, С. Шпигельман и многие дру-  
гие). Р. Б. Хесин-Лурье и М. Ф. Шемякин (1962) в СССР впервые  
показали, что при размножении фага Т2 в бактериальной клетке синте-  
зируются различные по времени иРНК (так называемые «ранние» и  
«поздние»). В 1964—1965 гг. Г. П. Георгиев и одновременно с ним  
А. С. Спири-н развили представление о том, что в клетках высших ор-  
ганизмов существуют особые формы «запасания» считанной с ДНК гене-  
тической информации в форме так называемых «информоферов», или  
«информосом». В 1965 г. Спири-н и Георгиев экспериментально доказали  
существование этих структур в клетках.

Несколько ранее открытия и изучения свойств иРНК было обна-  
ружено существование в клетках другого типа РНК, получивших назва-  
ние «транспортные РНК» [М. Хогланд, Д. Стефенсон и другие (лабо-  
ратория П. Замечника, США); Огата, Нахара и Морито (Япония), 1957].  
Основное затруднение в понимании механизма передачи генетической  
информации от ДНК к белку заключалось в том, что прямой синтез бел-  
ка на РНК был невозможен из-за чисто стерических несоответствий:  
молекулы аминокислот по своей величине не совпадают с размерами  
кодонов и надо искать какой-то иной способ передачи команд от  
ДНК относительно порядка выстраивания аминокислот в строящейся мо-  
лекуле белка. Ф. Крик (1954) предложил так называемую адапторную  
гипотезу, согласно которой функцию перевода языка нуклеиновых кислот  
на язык белков должны выполнять особые молекулы нуклеиновых кис-  
лот — адапторные РНК. Это предположение блестяще подтвердилось.  
Было выделено более 20 типов низкомолекулярных РНК, которые сначала  
были названы растворимыми, а затем переименованы в транспортные  
РНК (тРНК).

Выяснилось, что молекулы тРНК содержат два активных центра.  
На одном конце тРНК имеется одинаковая для всех изученных сортов  
тРНК последовательность нуклеотидов, к цепи которых прикрепляется  
молекула аминокислоты. Прикрепление осуществляется при помощи осо-  
бых активирующих ферментов, число которых также близко к 20 (по  
числу типов аминокислот). В результате образуется комплекс аминоксил-

тРНК. Второй активный центр в аминокацил-тРНК остается свободным. В этом центре содержится так называемый антикодон, т. е. последовательность оснований, комплементарная к кодону в иРНК. Таким образом, спаривание антикодона аминокислотированной тРНК с кодоном иРНК приведет к тому, что напротив данного кодона поместится соответствующая аминокислота.

### Точное строение кодонов

Гамов рассчитал, что если каждая аминокислота кодируется тройкой нуклеотидов, то из четырех сортов нуклеотидов можно составить 64 сочетания. Долгое время казалось, что этот расчет не более чем гипотеза, которую в обозримом будущем вряд ли удастся доказать экспериментально. Но успехи молекулярной генетики оказались настолько значительными, что в короткий срок удалось не только определить состав кодонов, но и выяснить точное расположение оснований в пределах всех 64 кодонов.

Для изучения состава кодонов весьма плодотворным оказался метод, предложенный М. Ниренбергом и Дж. Маттеи (1961), заключавшийся во введении искусственно синтезированных РНК в систему для бесклеточного синтеза белка. Так как использовались искусственно синтезированные РНК известного состава, то, определив, какие аминокислоты преимущественно включаются в белок при тех или иных сочетаниях оснований, можно было получить информацию о том, кодоны какого суммарного состава кодируют различные аминокислоты. Такая работа была проведена в основном в лабораториях М. Ниренберга (Нобелевская премия, 1968) и С. Очоа (Нобелевская премия, 1959).

Но оставался открытым главный вопрос — каков точный порядок оснований во всех 64 кодонах. Метод его решения был разработан М. Ниренбергом и Ф. Ледером (1961). Эти исследователи искусственно синтезировали короткие отрезки РНК, содержавшие всего несколько нуклеотидов. При этом удавалось получать молекулы не среднестатистического состава, а совершенно точного строения. Это достигалось подсаживанием к синтезируемой искусственно молекуле олигонуклеотида (соединенных в цепь нескольких нуклеотидов) по одному точно известному нуклеотиду. Затем они определили, какой минимальной длины олигонуклеотид может быть использован для того, чтобы присоединить к себе хотя бы одну молекулу тРНК, несущую аминокислоту. Оказалось, что тринуклеотид, т. е. олигонуклеотид, равный по длине кодону, сорбирует на себе аминокацил-тРНК. Кроме того, было выяснено, что такое соединение строго специфично: каждый кодон присоединяет к себе только соответствующую тРНК и, скажем, присоединение тРНК, несущей триптофан, происходит только к тринуклеотиду УГГ (напомним, что в РНК в отличие от ДНК вместо пиридинового основания — тимина имеется урацил) и никакие другие типы тРНК к этому кодону не присоединяются. Приготовив всевозможные кодоны, авторы изучили присоединение к ним различных тРНК, несущих разные аминокислоты. Аминокислоты метились радиоактивными изотопами, и по этой метке судили о присоединении аминокацил-тРНК. В результате этих и последующих работ ряда авторов (Г. Корана, Г. Витман, Ч. Яновский и др.) к 1966 г. удалось получить данные о полном строении генетического кода.

Использование синтетических полинуклеотидных матриц в бесклеточных белоксинтезирующих системах позволило в течение пяти лет после

Таблица генетического кода

Первый нуклеотид кодона	Второй нуклеотид кодона				Третий нуклеотид кодона
	У	Ц	А	Г	
У	фен	сер	тир	пис	У
	фен	сер	тир	пис	Ц
	лей	сер	охра	опал	А
	лей	сер	амбер	трип	Г
Ц	лей	про	гис	арг	У
	лей	про	гис	арг	Ц
	лей	про	гли	арг	А
	лей	про	гли	арг	Г
А	илей	тре	асп	сер	У
	илей	тре	асп	сер	Ц
	илей	тре	лиз	арг	А
	мет	тре	лиз	арг	Г
Г	вал	ала	асп	гли	У
	вал	ала	асп	гли	Ц
	вал	ала	глу	гли	А
	вал	ала	глу	гли	Г

*Примечание.* Фен означает фенилаланин; лей — лейцин; илей — изолейцин; мет — метионин; вал — валин; сер — серин; про — пролин; тре — треонин; ала — аланин; тир — тирозин; гис — гистидин; гли — глутамин; асп — аспарагин; асп — аспарагиновая кислота; лиз — лизин; глу — глутаминовая кислота; пис — цистеин; трип — триптофан; арг — аргинин; гли — глицин; охра; амбер и опал — бессмысленные кодоны.

открытия Ниренберга и Маттеи расшифровать природу практически всех кодонов.

Не последнюю роль в деле расшифровки генетического кода сыграли также работы немецкого биохимика Г. Г. Виттмана, который в течение 1961—1965 гг. изучал аминокислотные превращения в белке ВТМ, вызванные химической модификацией вирусной РНК. В 1965—1967 гг. С. Бреннер, Дж. Беквит и другие уточнили смысл некоторых кодонов, которые служат для прекращения синтеза белковой цепи (они получили название терминирующих кодонов: амбер, охра и опал).

Следует упомянуть об установлении двух моментов, связанных с генетическим кодом. Первое — вырожденность кода, означающая, что одна аминокислота может кодироваться несколькими кодонами. Из таблицы кода видно, что одной и той же аминокислоте нередко соответствует несколько кодонов. Это немаловажное обстоятельство позволяет иметь разным организмам несколько различающиеся «диалекты». Действительно, перекодировка сообщений, записанных языком нуклеотидов в ДНК в язык аминокислотных последовательностей в белках, происходит в рибосомах с участием РНК. Отсутствие тРНК, узнающей некоторые из кодонов одной и той же аминокислоты, приведет к тому, что эти кодоны не будут узнаны и останутся бессмысленными в этой клетке. Экспериментальное доказательство правильности такой трактовки вырожденности генетического кода было дано в работе Ф. Чэпелла с соавторами (1961). По-видимому, этот механизм действует при размножении ряда вирусов,

активно размножающихся в одних видах организмов и не способных к размножению в других.

Второй интересный момент—универсальность генетического кода. Приведенные выше данные получены в основном на клетках *E. coli* и на фагах. Проверка правильности кодонов *in vivo* была проведена на фагах и ряде вирусов. О справедливости данных, приведенных в таблице, свидетельствовали также отдельные опыты с высшими организмами. Поэтому признается, что генетический код в природе универсален. Насколько справедливо такое заключение и нет ли из него исключений, покажет будущее.

### Молекулярные механизмы рекомбинации

С момента открытия Т. Г. Морганом в 20-х годах процесса обмена участками хромосом (кроссинговера) исследователи не раз пытались представить механизм, объясняющий последовательность протекающих при рекомбинации реакций. Все гипотезы, высказанные и в рамках классической и в современной молекулярной генетике, можно разделить на два класса: обменные и контактные гипотезы. Согласно представлениям одних исследователей, хромосомы сначала претерпевали разрыв нитей, а затем происходило замыкание концов одной нити с концами нити от другой хромосомы; согласно другим гипотезам, процесс начинался с пространственного примыкания хромосом в каких-то участках, после чего в этих точках происходили разрыв нитей и «неправильное» их соединение. Поскольку в настоящее время установлено, что стабильность хромосом высших организмов в большой степени зависит от непрерывности молекул ДНК, входящих в хромосомы, стало возможным, по аналогии с тем, как это делалось в микробной генетике, перенести вопрос о молекулярных основах процесса рекомбинации в сферу изучения поведения молекул ДНК, не затрагивая вопроса о поведении молекул хромосомных белков, окружающих ДНК (Г. Вайтхауз, 1965; Р. Холлидей, 1970).

В настоящее время окончательной схемы, объясняющей механизм рекомбинации, не существует. Для иллюстрации направления поисков такого механизма можно привести две схемы—Г. Вайтхауза и П. Говард-Фландерса, получившие наибольшее признание.

В механизме, предложенном Вайтхаузом (1963—1965), рекомбинация начинается с возникновения одностебельных разрывов в молекулах ДНК (этап 2). Затем одностебельные участки ДНК отходят от неповрежденных нитей ДНК (этап 3), создавая условия для начала рекомбинационного синтеза ДНК. Этот синтез происходит по матрице неразрезанной одностебельной ДНК (этап 4). Поскольку синтезированные участки комплементарны к противоположным им участкам, ранее отошедшим по местам разрывов, то, естественно, что между ними может произойти спаривание, в результате чего образуются участки гибридных молекул (этап 5): вновь синтезированный участок одной хромосомы соединится со старым участком другой хромосомы, ранее отошедшим от нее, а участок, вновь синтезированный на второй хромосоме, соединится со старым участком первой хромосомы. Тем самым будет положено начало образованию рекомбинантных молекул, но сами хромосомы еще будут соединены перекрестно. Чтобы отсоединить их, нужно разрезать оставшиеся пока неповрежденными старые нити обеих молекул (этап 6). Воссоединение участков в новом порядке завершит образование рекомбинантных молекул.

По сути дела, тот же механизм учитывается в схеме П. Говарда-Фландерса (1965, 1966). Эта схема также весьма сходна со схемой темновой репарации. Как и в случае последней, при рекомбинации должны сначала осуществиться разрывы сахара-фосфатного остова молекул (этап 1), затем разрушение одонитевых участков (этап 2). Следующим, третьим этапом рекомбинации должно быть комплементарное спаривание молекул на ограниченном участке (зона синапса). Затем в образовавшейся молекуле (гетеродуплексе), соединяющей фрагменты обеих рекомбинирующих молекул, должна произойти застройка одонитевых участков (этап 4) и, наконец, их воссоединение (этап 5).

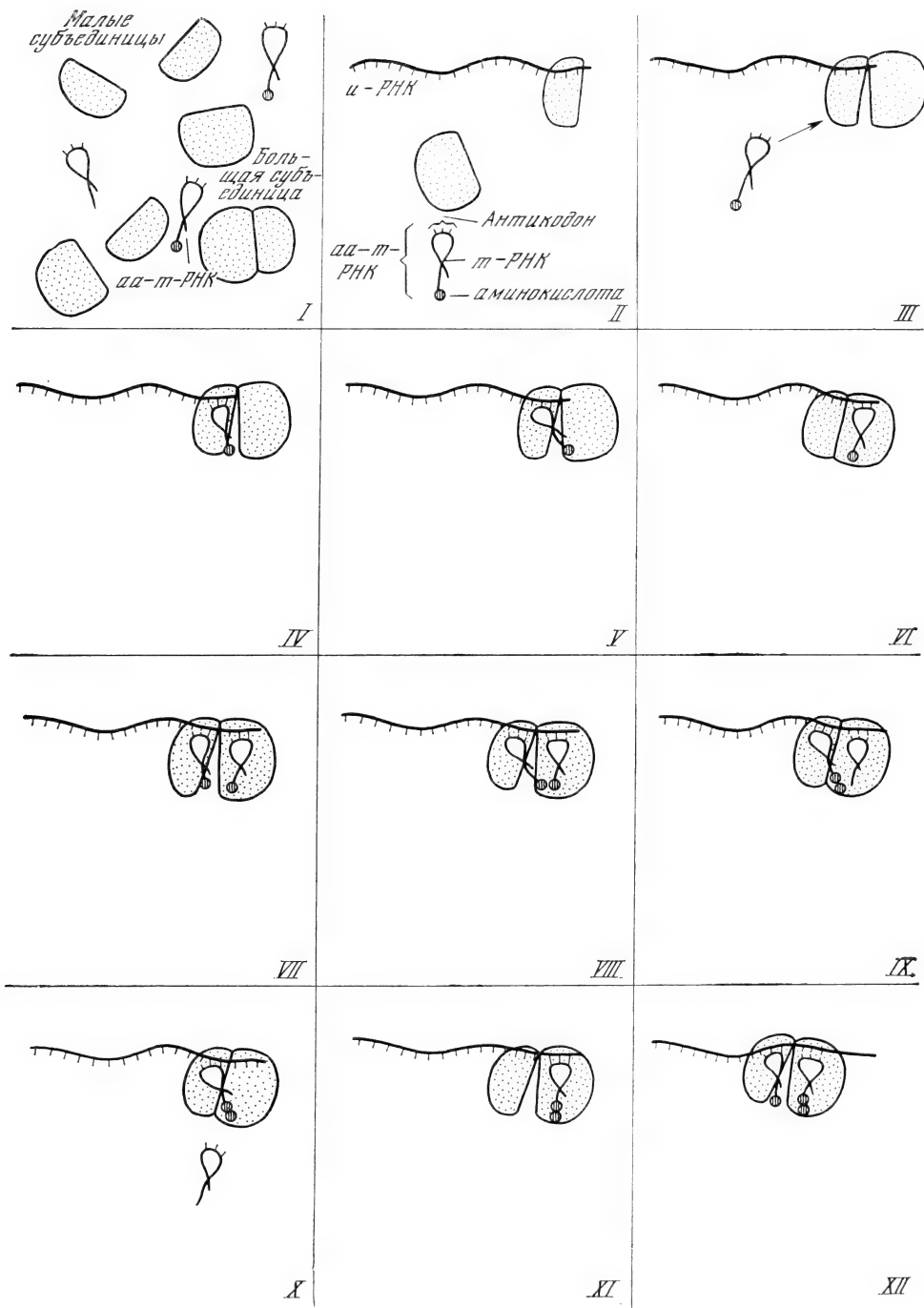
До сих пор не ясно, что является причиной возникновения одонитевых разрывов в двонитевых молекулах ДНК. По нашему мнению, начало такому разрыву могут положить нарушения или изменения оснований в структуре ДНК, возникающие либо под действием квантов лучистой энергии, либо различных химических агентов как внутриклеточной, так и внешней по отношению к клетке природы. Эта точка зрения<sup>1</sup>, высказанная нами в 1969 г., получила в настоящее время экспериментальное подтверждение в опытах на микроорганизмах.

Важным и пока еще также не получившим должного разрешения является вопрос о том, как происходит объединение нитей друг с другом во время рекомбинации. В настоящее время в результате исследования Э. Баутца (1967—1971) в США и Ю. П. Винецкого (1970) в СССР установлено, что зона синапса захватывает не менее 500—1000 нуклеотидов.

### Мутации и генетический код

В таблице кода указаны три кодона УАА, УАГ и УГА, которые не кодируют никаких аминокислот и потому называются нонсенс-кодонами, или терминирующими кодонами. Открытие этих кодонов было важным шагом в понимании механизма синтеза белка. Выше упоминалось о том, что иРНК может быть считана сразу с нескольких цистронов. Возник вопрос о том, каким образом при синтезе белков с такой полицистронной иРНК происходит обрыв чтения на конце одного цистрона и начинается чтение следующего цистрона. Обнаружение нонсенс-кодонов дало ответ на первый вопрос. К тому же стало понятным поведение некоторых мутантов, выделенных до этого у вирусов и бактерий. Это касалось прежде всего так называемых амбер-мутантов фагов, которые могли размножаться в клетках одних линий бактерий и оказывались не способными к этому в других. Анализ этих мутантов показал, что в тех линиях бактерий, где развитие амбер-мутантов фагов не происходило, дефект был связан с неполным прочтением мутировавших генов. Под их контролем формировались не целые молекулы белка, а обрывки полипептидной цепи одинаковой длины. Такие амбер-мутанты удалось выделить практически для всех генов фага Т4 (Р. Эпштейн, 1963; Р. Эдгар, Г. Денхардт и Р. Эпштейн, 1964; Р. Эдгар, 1965, и др.), а также для гена щелочной фосфатазы кишечной палочки (лаборатория А. Герена в США, 1962—1964), а сам метод изучения амбер-мутантов оказал большую услугу ученым, позволив описать неизвестные ранее гены. Весьма примечательным было и то, что свойства амбер-мутантов фагов прояв-

<sup>1</sup> Подробнее об этом см.: Сойфер В. Н. Молекулярные механизмы мутагенеза. М., «Наука», 1969, стр. 417—421.



Последовательность реакций при матричном биосинтезе белков (по А. С. Спирину и Л. П. Гавриловой, 1963)

лялись только при заражении такими фагами определенных видов бактерий. При заражении же других видов дефект исправлялся, и синтезировались молекулы белка нормальной длины, хотя нередко и с измененными свойствами.

Спустя некоторое время удалось выделить так называемые охра-мутанты (УАА-кодон) (С. Бреннер, А. Стреттон и С. Каплан, 1965; М. Вейгерт и А. Герен, 1965) с точно такими же свойствами, а затем и мутанты, у которых обрыв чтения иРНК происходил на кодоне УГА (опал-кодон), (С. Бреннер, Л. Барнет, Е. Кац и Ф. Крик, 1967). И охра-мутанты, и мутанты, несшие нонсенс-кодон УГА, удалось исправить (супрессировать) в специальных линиях, имевших так называемые гены-супрессоры. Все гены-супрессоры относились к трем классам: амбер-супрессоры (su-1, su-2 и su-3), восстанавливавшие чтение иРНК, оборванное на амбер-кодоне; охра-супрессоры (su-4 и su-5), подавлявшие амбер- и охра-кодоны; супрессоры кодона УГА.

Свойство супрессии оказалось связанным с наличием в клетках, несущих супрессорные гены, молекул тРНК, способных узнавать нонсенс-кодон (Г. Броуди и Ч. Яновский, 1963; Дж. Беквит, 1964; Ч. Яновский, 1966; Г. Корана и др., 1966). Такие мутантные тРНК могут спариваться с нонсенс-кодоном и таким образом подставлять против них аминокислоту. Анализ подстановок, осуществляемых в супрессорных линиях, показал, что в su-1-линиях *E. coli* тРНК подставляют против амбер-кодона серин; в su-2 — глутамин, в su-3 — тирозин. В результате обрыва чтения не происходит и формируются полные молекулы белка. Чаще всего они имеют измененные свойства, так как на месте возникшей амбер-мутации подставляется не та аминокислота, которая была до возникновения амбер-кодона.

Анализ природы различных мутаций привел к выводу, что все точечные мутации можно разделить на три основных класса:

1. Миссенс-мутации — мутации, при которых изменяется смысл кодона; в этом случае против него встает неверная аминокислота, и свойства синтезируемого белка меняются. К миссенс-мутациям относится большинство мутаций, описанных ранее.

2. Нонсенс-мутации — мутации, при которых возникает нонсенс-кодон, не кодирующий никаких аминокислот, и на нем обрывается чтение

---

*I* — свободные субъединицы рибосом, отдельные транспортные РНК и аминоацил-тРНК в клетках перед началом синтеза белка; *II* — присоединение индивидуальной молекулы иРНК к малой субъединице рибосомы; *III* — присоединение большой субъединицы рибосомы к малой субъединице, заряженной иРНК. Этот комплекс в нормальных условиях остается стабильным до конца считывания матрицы иРНК; *IV* — присоединение к малой субъединице рибосомы аминоацил-тРНК (первой всегда присоединяется формилметиониновая аминоацил-тРНК); *V* — конец аа-тРНК, несущий аминокислоту, присоединяется к большой субъединице рибосомы; *VI* — конец иРНК с присоединенной к нему формилметиониновой тРНК «вдвигается» в большую субъединицу рибосомы; *VII* — начало следующего цикла в работе рибосомы. Сно-

ва к малой субъединице присоединяется аа-тРНК, соответствующая очередному кодону иРНК, вошедшему в рибосому; *VIII* — конец аа-тРНК, несущий аминокислоту, присоединяется к большой субъединице. Теперь две аминокислоты (формилметиониновая и очередная, вошедшая в рибосому) оказываются в пространственной близости; *IX* — формилметионин перебрасывается на очередную аминокислоту: начался синтез полипептидной цепи; *X* — транспортная РНК, освободившаяся от аминокислоты формилметионина, покидает рибосому, уступая место для очередного акта «протягивания» иРНК в рибосому; *XI* — нить информационной РНК продвигается в рибосому еще на один кодон; *XII* — начало третьего цикла работы рибосомы: в малую субъединицу вошла новая аминоацил-тРНК

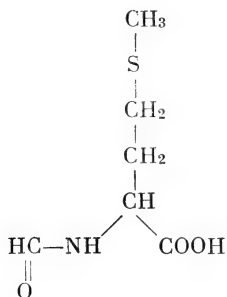


иРНК в рибосомах. К таким нонсенс-кодонам относится кодон УАГ (амбер-кодон), кодон УАА (охра-кодон) и кодон УГА (опал-кодон).

3. Мутации со сдвигом чтения (или, как их часто называют, мутации сдвига рамки). Эти мутации, изученные Криком и его сотрудниками, позволили доказать трехбуквенность генетического кода. Мутации сдвига чтения возникают после того, как одно или несколько оснований выпадают из молекулы ДНК или внедряются в нее. Интересно отметить, что сдвиг чтения чаще всего приводит к тому, что в какой-то точке он заканчивается нонсенс-кодоном и на нем чтение обрывается вообще.

В последнее время был решен также вопрос, как начинается синтез белка. Мы уже начали описывать этот процесс с того момента, когда к пептидильному центру рибосомы была присоединена молекула строящегося белка и ее дальнейшее наращивание осуществлялось за счет переброса пептидной цепи на аминокислоту, присоединенную к аминоацильному центру. Но в самом начале цистрона, когда пептидильный центр еще не занят, переброска на аминокислоту произойти не может, и, даже если аминоацетил-тРНК войдет в аминоацильный центр и спарится с кодонами иРНК, сдвига рибосомы по молекуле иРНК не произойдет, ибо первый кодон так и останется пустым.

Эта загадка была решена после открытия особого типа тРНК — так называемой формилметиониновой тРНК. Оказалось, что тРНК метионина может присоединять в результате ферментативной реакции формильную группу к аминокислоте:



Такая формилметиониновая тРНК может присоединиться к двум кодонам АУГ и ГУГ, если только они расположены в начале цепи иРНК. В случае, когда эти кодоны располагаются в середине иРНК, АУГ кодирует метионин, а ГУГ — валин.

Только формилметиониновая тРНК может войти в пептидильный центр рибосомы в начале синтеза. После этого может произойти переброс формилметионина к аминокислоте, присоединенной к аминоацильному центру. В результате все цепи белка начинаются с одной и той же аминокислоты — формилметионина. После того как построенная цепь белка отсоединится от рибосомы, формильная или даже метиониновая группы могут быть ферментативно отщеплены от белка. Таким образом, установлено, что роль иницирующих кодонов играют АУГ и ГУГ, если они располагаются в начальном участке иРНК, а окончание синтеза происходит на нонсенс-кодонах.

Выяснение природы, строения и функционирования генетического кода явилось огромным достижением современной биологии. Последние успехи в искусственном синтезе белка, нуклеиновых кислот, особенно тех, которые обладают способностью к программированию живых вирус-

ных частиц (работы лаборатории А. Корнберга в Стэнфордском университете, США), позволяют надеяться, что одна из основных проблем современной биологии — искусственный синтез живого с нужными человеку свойствами — будет в конце концов разрешена.

### Регуляция генной активности

Функциональная неравнозначность клеток и связанная с ней репрессия и активация генов давно привлекали внимание генетиков, но до последнего времени реальный механизм контроля генной активности оставался неизвестным.

Первые попытки объяснить регуляторную активность генов были связаны с изучением гистонных белков. Еще супруги Стэдман в начале 40-х годов нашего века высказали мысль, что именно гистоны могут выполнять роль контролеров активности генов. В своих дальнейших работах они получили первые четкие результаты о различиях в химической природе гистонных белков. Обобщая полученные данные, они писали: «Физиологические функции ядер являются, вероятно, следствием присутствия генов, которые они содержат. Они (гены — В. С.) должны поэтому быть идентичными во всех ядрах данного организма. Если, однако, предположить, что ядра содержат некоторый механизм для подавления активности отдельных генов или групп генов и что этот механизм специфичен для каждого типа клеток, эти трудности исчезнут. Продемонстрированные нами данные, что некоторые основные белки, имеющиеся в клеточных ядрах, являются, несомненно, клеточно-специфичными, приводят к гипотезе, что одна из физиологических функций заключается в том, чтобы действовать в качестве репрессоров генов»<sup>1</sup>. Эта догадка получила некоторое подтверждение в более поздних работах Дж. Боннера, Ру-Чи-Хуанга, Тсьо и других.

Сейчас несколько коллективов исследователей интенсивно работает в этой области. Объем данных, свидетельствующих в пользу этой гипотезы, довольно велик, и можно полагать, что она получит экспериментальное подтверждение.

В то же время все большее количество фактов говорит за то, что регуляция генной активности гораздо более сложный процесс, нежели простое взаимодействие участков генов с молекулами гистонных белков. Об этом в первую очередь свидетельствуют эксперименты по регуляции генов у микроорганизмов (см. также главу 23).

В 1960—1962 гг. в лаборатории Р. Б. Хесина-Лурье удалось выяснить, что гены фагов начинают считываться не одновременно. Было показано, в частности, что гены фага Т2 можно разделить на ранние, работа которых падает на первые минуты заражения бактериальной клетки, и поздние, начинающие синтезировать иРНК после завершения работы ранних генов.

Четкая координированность действия генов и их своеобразная иерархия была доказана Ф. Жакобом и Ж. Моно (1961). Они показали, что гены бактерий можно условно разделить на два различных типа — структурные гены, дающие информацию о синтезе определенных белков (ферментов), и регуляторные гены, следящие за включением и выключением отдельных генов или их блоков в зависимости от метаболических по-

<sup>1</sup> E. Stedman, E. Stedman. The basic proteins of cell nuclei.— *Phylosoph. Trans. Roy. Soc. London, B*, 1954, v. 235, 565—595.

требностей клетки. По представлениям Жакоба и Моно, регуляторные гены должны детерминировать особые молекулы репрессоров, которые, соединяясь с другими генами регуляторной системы — генами-операторами, управляют работой последних. Тем самым Жакоб и Моно разделили гены регуляторной системы в свою очередь на два типа — гены-регуляторы и гены-операторы<sup>1</sup>. В экспериментах с кишечной палочкой они смогли дать принципиальное доказательство существования этих типов. По их данным, ген-регулятор находится на некотором отдалении от структурных генов, управляемых им, а оператор непосредственно к ним примыкает. Авторы ввели в генетику новое понятие, определив блок структурных генов и управляющий ими оператор как единую функциональную единицу — оперон.

В последние годы были получены данные о наличии еще одной управляющей ячейки генной активности — промоторе. Оказалось, что по соседству с операторным участком, к которому присоединяется продукт — белковое вещество репрессор, синтезированный на гене-регуляторе, имеется другой участок, который также следует отнести к членам регуляторной системы генной активности. К этому участку присоединяется молекула фермента РНК-полимеразы. В этом промоторном участке должно произойти взаимное узнавание уникальной последовательности нуклеотидов в ДНК и специфической конфигурации белка РНК-полимеразы. От эффективности узнавания будет зависеть осуществление процесса считывания генетической информации с данной последовательности генов оперона, примыкающего к промотору.

Таким образом, схема взаимодействия гена-регулятора, оператора, промотора, ферментов и рибосом, участвующих в синтезе специфических белков, может быть представлена следующим образом (см. рисунок): на гене-регуляторе синтезируется вещество белковой природы — репрессор. Последний может воздействовать на операторный участок — выключать (или в некоторых случаях включать) его. Репрессор, кроме того, может взаимодействовать с метаболитами, синтезируемыми под контролем специфических генов. Если метаболиты накопились в достаточном количестве, они, взаимодействуя с репрессором, изменяют его конфигурацию, и он отсоединяется от операторного участка. В том случае, когда оператор находится в состоянии, при котором он и находящиеся под его контролем структурные гены могут функционировать, к промоторному участку присоединяется молекула РНК-полимеразы, начинающая считывать информацию с данного оперона. Информация считывается в виде последовательности оснований в молекуле иРНК. К концу этой иРНК присоединяется рибосома и, продвигаясь вперед, считывает информацию с иРНК, в результате чего синтезируется полипептидная цепь. Вслед за первой рибосомой присоединяется вторая, за ней третья и т. д. Таким образом осуществляется взаимно скоординированное функционирование частей белок-синтезирующего аппарата.

Такова картина синтеза белка в бактериальных клетках. В клетках высших организмов она оказалась несколько иной: молекулы иРНК после окончания их синтеза отделяются от матрицы ДНК и скапливаются в цитоплазме. Предполагают, что они переходят в цитоплазму соединенными со специальными белками (возможно, близкими к гистонным белкам).

<sup>1</sup> В настоящее время принято считать ген-оператор не геном, а функциональным участком хромосомы, поскольку оператор не отвечает основному определению гена (цистрона) — на нем не синтезируется полипептидная цепь.

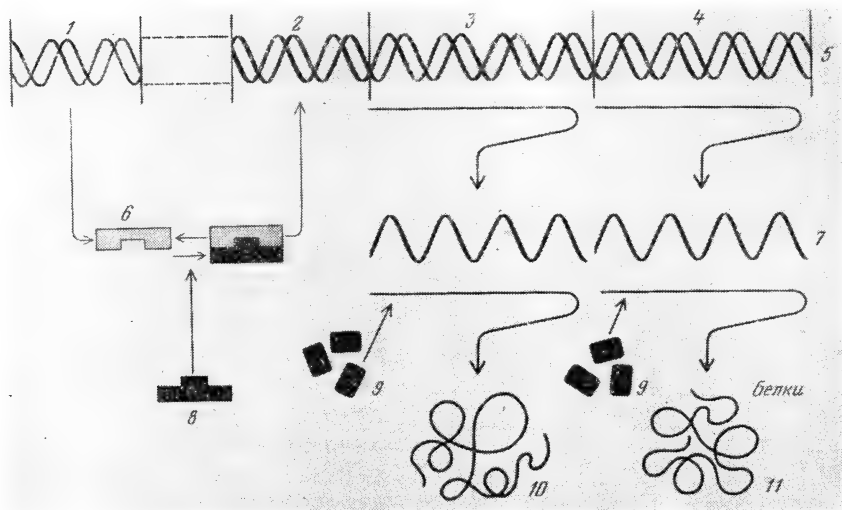
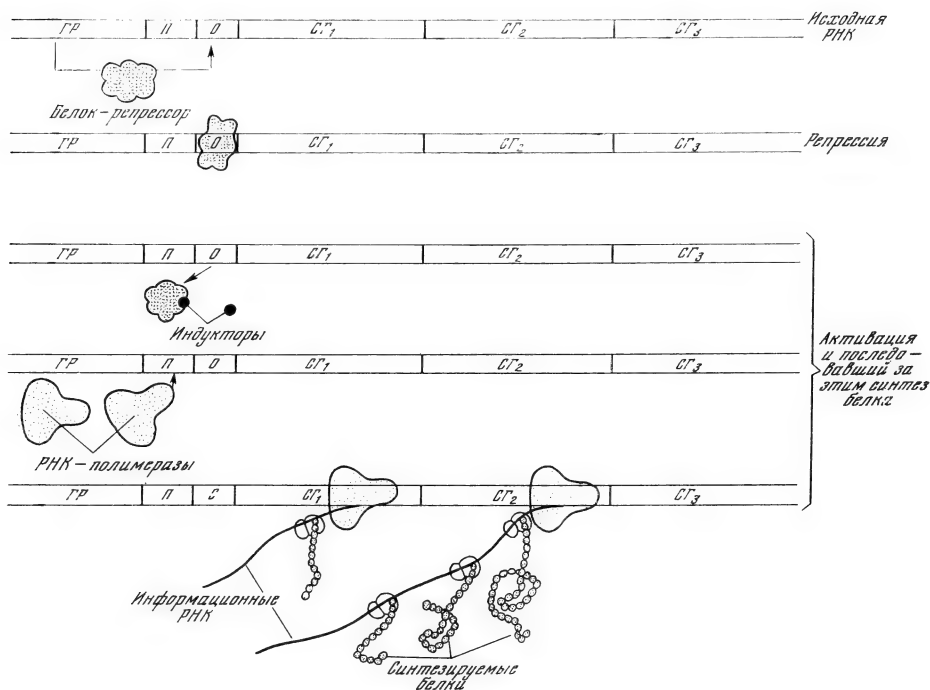


Схема генетической регуляции белкового синтеза, по Жакобу и Моно (1961)

1 — регуляторный ген; 2 — оператор; 3 — структурный ген А; 4 — структурный ген В; 5 — ДНК; 6 — репрессор; 7 — РНК; 8 — регуляторный метаболит; 9 — аминокислоты; 10 — фермент А; 11 — фермент В



Схема, поясняющая взаимодействие регуляторных и структурных генов при синтезе белка (по Жакобу и Моно, 1961)

ГР — ген-регулятор; П — промоторный участок; О — операторный участок; СГ<sub>1</sub>, СГ<sub>2</sub> и СГ<sub>3</sub> — первый, второй и третий структурные гены, входящие в данный оперон

## Репарация генетических повреждений

Новой главой в развитии молекулярной генетики стало учение о системе репарирующих ферментов, исправляющих повреждения генетических структур, вызванные облучением или обработкой химическими агентами. Первоначально репарирующие системы были найдены только у бактерий и фагов. В настоящее время получены данные, свидетельствующие о том, что репарация активно осуществляется у грибов, водорослей, а также в

клетках высших животных и растений.

Ранее всего изученным типом репарации является фотореактивация, впервые описанная А. Кельнером и В. Ф. Ковалевым (1949). Под фотореактивацией понимают восстановление нормальной жизнедеятельности клеток (возобновляется синтез отдельных ферментов, способность к делению и размножению, снижается частота мутаций и т. д.), облученных ультрафиолетовым светом, после их пребывания на видимом свете. Обязательным условием реакции фотореактивации является наличие специального фотореактивирующего фермента. В настоящее время он выделен и очищен (К. Руперт, А. Мухаммед).

Было установлено также, что репарация может происходить не только при освещении облученных ультрафиолетом клеток видимым светом, но и в темноте (А. Герен, Н. Зиндер, 1955; Р. Бойс, П. Говард-Фландерс, 1964; Р. Сетлоу, В. Кэррир, 1964; и др.). Этот вид реактивации, происходящий без участия квантов видимого света, был назван темновой репарацией. Оказалось, что молекулярный механизм этого вида репарации совершенно отличен от фотореактивации. Если при фотореактивации репарирующий фермент восстанавливает исходную структуру ДНК путем разъединения связей, возникших после ультрафиолетового облучения, то процесс темновой репарации протекает гораздо сложнее (см. рисунок). Прежде всего при помощи эндонуклеаз, а затем экзонуклеаз происходит вырезание поврежденного участка ДНК (из одной ее нити), затем полимераза застраивает вырезанный участок в соответствии с правилами комплементарности. Тем самым восстанавливается первоначальная структура ДНК. Процесс заканчивается соединением вновь синтезированного

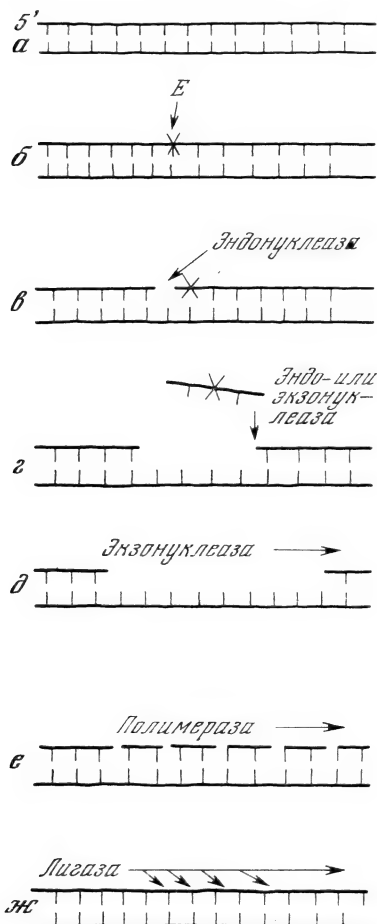


Схема темновой репарации (по Сойферу, 1969)

**а** — исходная ДНК; **б** — повреждение ДНК, нанесенное каким-либо мутагеном, дающим реparableные повреждения; **в** — надрез нити ДНК вблизи повреждения ферментом эндонуклеазой; **г** — выщепление из ДНК поврежденного фермента с помощью другой эндонуклеазы или же экзонуклеазы; **д** — расширение бреши экзонуклеазой; **е** — застройка бреши полимеразой; **ж** — соединение застроенных концов репарирующей лигазой

участка с концом старой нити ДНК. Последняя реакция связана с участием вновь открытого фермента — полинуклеотидлигазы.

Оказалось, что реакция темновой репарации распространена в органическом мире гораздо шире. Так, в последнее время темновая репарация была найдена и в растительном мире — у синезеленых водорослей (С. В. Шестаков и др., 1974), у целостных высших растений (В. Н. Сойфер и К. К. Циеминис, 1973) и в протопластах растительных клеток (Г. Хоуленд, 1975). Это объясняется многими причинами. Во-первых, при темновой репарации могут восстанавливаться повреждения, нанесенные агентами как лучевой, так и химической природы. Есть основания полагать, что репарирующие ферменты системы темновой репарации узнают любые изменения в структуре ДНК, нарушающие правильность ее двойной спирали (нарушения вторичной конфигурации ДНК), вырезают их и восстанавливают исходную структуру. Во-вторых, некоторые из ферментов, принимающие участие в акте темновой репарации, например полинуклеотидлигаза и полимеразы, проявляют свою активность и в других важнейших жизненных процессах — репликации ДНК (Р. Оказаки, 1968—1970), рекомбинации (П. Говард-Фландерс, 1966; Томизава, 1968), мутагенезе (Ш. Ауэрбах, А. Назим, 1967; Э. Виткин, 1968; В. Н. Сойфер, 1969, 1970). О широком распространении систем темновой репарации свидетельствует и описание большого числа генов, обуславливающих протекание этой реакции.

В настоящее время описано большое число других систем репарации, приводящих к тому же результату, но отличающихся друг от друга по молекулярным механизмам. В числе этих реакций следует прежде всего упомянуть пострепликативную репарацию, осуществляющуюся в ходе репликации ДНК и после ее окончания. Ныне широко исследуется ультрафиолетовая реактивация, осуществляющаяся при слабом облучении бактериальных клеток УФ-лучами, и затем инфицированных фагами, облученными высокими дозами УФ. Описаны тепловая, каталазная реактивации, реактивация в жидкой среде и другие виды репараций.

## Глава 25. ВИРУСОЛОГИЯ

### Зарождение вирусологии

Основателем учения о вирусах справедливо считается русский ученый Д. И. Ивановский. Первые представления о природе вирусов были изложены им в работе «О двух болезнях табака» (1892) и более полно в диссертации (1902). Он показал, что частицы вирусов в отличие от клеток бактерий проникают сквозь агаровые студни и мелкопористые бактериальные фильтры.

Новым этапом в учении о вирусах явилось открытие У. Стенли: в 1935 г. из сока табака, пораженного мозаичной болезнью, он осадил и очистил в кристаллическом виде вирус мозаики табака (ВТМ) (Нобелевская премия, 1946). В 1936 г. английский ученый Ф. С. Боуден совместно с Н. У. Пири внесли существенную поправку в открытие Стенли. Они показали, что ВТМ состоит не из чистого белка, как считал Стенли, а является нуклеопротеидом. Впоследствии вирусологами разных стран были получены в кристаллическом виде вирусы человека, животных, насекомых и растений. Кристаллическое состояние оказалось особенно характерным для вирусов растений. Выдерживая в пробирках на холоду очищенный препарат ВТМ, Р. Ж. Бест (1940) обнаружил, что взвешенные в жидкости вирусные частицы постепенно агрегировались и оседали на дно в виде длинных стекловидных паракристаллов.

### Принципы организации вирусов

В результате применения рентгеноструктурного анализа и электронной микроскопии в сочетании с методами оптической диффракции удалось расшифровать строение простых и сложных вирусов и бактериофагов.

Уже в 1958 г. Р. Франклин и К. Холмс показали, что ВТМ представляет собой полые палочкообразные цилиндрические образования. Дальнейшие исследования А. Клуга, Д. Каспара и других (1958—1960) дали новые сведения о макромолекулярной организации ВТМ. Работы Р. Маркхема и К. Смита с вирусом желтой мозаики турнепса положили начало установлению структуры так называемых малых сферических растительных вирусов. Оказалось, что у этих вирусов РНК заключена внутри сферы, построенной из белковых субъединиц (Г. Никсон, А. Гиббс, 1960). Идея о подобной организации малых сферических вирусов впервые была высказана в 1956 г. Ф. Криком и Дж. Уотсоном (лауреаты Нобелевской премии, 1962); П. Уилди, У. Рассел и Р. Хорн (1960) обнаружили, что аналогичной организацией обладают и некоторые простые вирусы животных. Работы Э. Мерцера, С. Бреннера, Д. Кинга и М. Муди способствовали выяснению организации бактериальных вирусов.

Х. Френкель-Конрат и Г. Шрамм в конце 50-х годов обнаружили, что белки растительных вирусов способны к самоагрегации. Они образуют структуры, аналогичные вирусу, но не содержащие РНК (Г. Никсон и Г. Вудс, 1960).



## РАЗВИТИЕ ФИТОВИРУСОЛОГИИ

Значение теоретических исследований вирусов растений трудно переоценить. Оно далеко выходит за рамки собственно вирусологии. Изучение вирусов растений способствует разработке таких кардинальных общепро-блем, как сущность жизненных явлений, передача генетической информации и синтез белка.

Вирусы растений состоят, как правило, из РНК и белка. До 1968 г. такое строение считалось отличительной особенностью этой группы вирусов, пока Р. Шепард не обнаружил наличия двухцепочечной ДНК у вируса мозаичной болезни цветной капусты.

Вся история учения о вирусах неразрывно связана с развитием представлений о нуклеиновых кислотах.

Изучение наиболее важных теоретических проблем вирусологии на вирусах растений позволило выяснить ряд принципиально важных фактов. В 1938 г. Ф. С. Боуден и Н. У. Пири обнаружили, что вирус карликовой кустистости томатов кристаллизуется, образуя ромбические додекаэдры. По данным Р. Маркхема и К. М. Смита (1949), вирус желтой мозаики турнепса кристаллизуется в форме октаэдров. В 1966 г. М. Вейнтрауб и Х. У. Рагетли провели электронномикроскопические исследования тканей растений, пораженных вирусом желтой мозаики фасоли, и описали различные формы кристаллических агрегатов этого вируса. Тзен Ан Чен, Х. Хируми и К. Мараморош в 1969 г. обнаружили в клетках растений с симптомами вируса пестростебельности картофеля сравнительно длинные палочковидные частицы, собранные в кристаллы. Многие ученые (У. Стенли, Э. Валенс и др.), изучавшие эти строго организованные образования, сложенные из вирусных частиц, считают их живыми кристаллами.

В 1956 г. одновременно в лаборатории Шрамма в Тюбингене (ФРГ) и в лаборатории Френкеля-Конрата в Беркли (США) предварительно очищенный препарат ВТМ был расщеплен действием фенола на белковую часть вирусной частицы и нити нуклеиновой кислоты. В отдельности они не проявляли активности. При их объединении инфекционное свойство нуклеопротеида восстановилось. Френкель-Конрат трактовал это явление как реконструкцию, т. е. разборку и сборку частиц вируса. Было показано также, что свойства штамма вируса определяются исключительно нуклеиновой кислотой (см. главу 23).

Более того, по данным М. П. Гордона и С. Х. Смита (1960), некоторые растения заражаются свободной нуклеиновой кислотой ВТМ, а не целой частицей нуклеопротеида. Американские ученые А. Зигель, М. Цейтлин и О. П. Зегал (1962) экспериментально получили варианты ВТМ, которые, репродуцируясь в тканях растений, вообще не образуют белковой оболочки. Другой вариант этого вируса, как показали электронномикроскопические исследования, хотя и синтезирует белковые оболочки, но они оказываются необычной формы, и нуклеиновые кислоты не имеют возможности проникнуть в них и образовывать нуклеопротеид. В. Харихарасубраманиан и А. Зигель (1969) выяснили, что у дефектных вариантов ВТМ частицы белка упаковываются беспорядочно и даже образуют конгломераты. При этом нуклеиновые кислоты этих дефектных вариантов ведут себя, как полноценные вирусы.

В последнее время большое внимание привлекает вопрос неспецифичности вирусных и невирусных нуклеиновых кислот в отношении к различным биологически активным веществам. Вот несколько фактов, число

которых неуклонно растет. Так, М. Ниренберг<sup>1</sup> и Х. Мэтей (1961) установили, что нуклеиновая кислота ВТМ стимулирует синтетическую реакцию включения аминокислот в пептиды бесклеточных экстрактов кишечной палочки. В 1966 г. Р. Е. Мэтьюз и Ж. Д. Гарди произвели сборку белковой палочковидной части ВТМ с нуклеиновой кислотой сферической части вируса репы. В результате был получен вирус, у которого инфекционное свойство определялось нуклеиновой кислотой вируса репы, а серологические реакции — палочковидной оболочкой ВТМ, собранной из белковых частей (шайбочек). Из шайбочек белковой частицы ВТМ были собраны палочки, характерные для нуклеопротеида ВТМ; внутри оказались шарики нуклеиновой кислоты вируса репы. Еще в 1956 г. была опубликована, но осталась тогда незамеченной работа Р. Г. Харта и Дж. Смита, получивших такие же палочковидные частицы, но только содержащие не вирусную, а дрожжевую кислоту и даже синтетические полимеры рибонуклеопротеидов. Голландские ученые Ж. К. Ван-Равенсвай-Клаазен, А. Б. Ван-Леувен, Г. А. Дуижутса и Л. Бош (1967) поставили следующий опыт: в бесклеточные экстракты кишечной палочки они добавили немного нуклеиновой кислоты вируса мозаики люцерны. Произошла реакция, и из бесклеточных экстрактов бактерий образовался полипептид, весьма сходный с белком частиц вируса мозаики люцерны.

Весьма существенную роль в развитии фитовирусологии сыграла работа Ж. Г. Атертона (1968). Атертон утверждал, что ему удалось получить репродукцию ВТМ в культуре животных клеток. Его работа базировалась на многочисленных серологических и электронномикроскопических исследованиях и многократных испытаниях на специальных растениях-индикаторах, с помощью которых устанавливается концентрация вируса в исследуемом объеме и многие другие тесты. Это сенсационное сообщение по вопросу, имеющему принципиальное значение, требует дальнейшего подтверждения, тем более, что при помощи электронного микроскопа Атертону не удавалось пока обнаружить вирусные частицы ВТМ внутри животных клеток. Репродукция вируса устанавливалась биологическим путем на тест-растениях, а электронномикроскопически — только в экстрактах клеток.

В ходе глубоких теоретических исследований, проводимых в СССР и за рубежом, было обращено внимание на тот факт, что в различных тканях растений вирусы распределены весьма неравномерно. В эпидермисе, например, много вирусов мозаики табака или мозаики картофеля, а в клетках меристемы, в точках роста, их может не быть вовсе. Предпринимались попытки, пользуясь хорошо разработанной техникой культуры ткани растений, вырезать в стерильных условиях кусочек такой меристемной ткани и вырастить из него целое и притом здоровое растение. Такая операция может стать незаменимой, когда какой-либо ценный сорт растения оказывается целиком зараженным вирусом. В настоящее время таким способом в широких масштабах получают безвирусные растения картофеля, гвоздики, яблони, крыжовника, табака.

Большие работы по выращиванию из верхушечной меристемы свободных от вирусов нарциссов, тюльпанов, гиацинтов и лилий проводятся в Исследовательском институте оранжерейных культур в Литтл-Хемптоне (Великобритания). Они особенно важны ввиду того, что луковичные куль-

<sup>1</sup> За экспериментальное изучение генетического кода М. Ниренбергу в 1968 г. была присуждена Нобелевская премия.

туры очень сильно поражаются вирусными заболеваниями, и до сих пор не было найдено радикального способа борьбы с ними.

Различные вирусы растений характеризуются различной температурой инактивации. Наиболее устойчивые, например ВТМ, выдерживают нагревание до 92° в течение 10 мин. Многие вирусы теряют инфекционность после 10-минутного нагревания при температуре 60° и ниже. За счет более длительного воздействия удается вылечить черенки растений от ряда вирусных заболеваний и при более низких температурах прогревания.

Вирус хлороза и полосатости сахарного тростника инактивируется при погружении черенков на 30 мин. в воду, нагретую до 50°. Р. Антойн (1965) обработал таким образом более 16 000 т черенков, пораженных этим вирусом. Затем, предварительно прорастив их в теплицах, он вырастил свободный от вируса сахарный тростник на 1821 га промышленных плантаций. Термотерапия применяется в борьбе с желтухой персика, при некоторых вирусных заболеваниях земляники, картофеля и других культур в тех случаях, когда удастся инактивировать вирус и сохранить живыми клетки растения-хозяина. В недавнее время появились работы М. Холинкса (1962), Л. Шислера, Я. В. Зиндена и Е. М. Зигеля (1967) и других по вирусным заболеваниям, снижающим урожай шампиньонов. Прогревание субстрата при 33° сразу после внесения колонии гриба приводило к полному оздоровлению культуры шампиньонов.

Вред, причиняемый вирусами растений, очень значителен. ВТМ распространен по всему земному шару. Кроме табака он поражает томаты, петунию, дельфиниум, яблоню и множество других растений. Вирус этот очень устойчив (в сухих растительных остатках он может, например, сохраняться более 50 лет) и исключительно контагиозен. В Англии только в 1949 г. от вирусного заболевания — желтухи свеклы — было недополучено 1 млн т сахара. Во многих странах вырождается от 10 до 50% картофеля, пораженного вирусами. Чтобы в какой-то мере избежать распространения болезни, семенной картофель выращивают в высокогорных районах на высоте 1500—1800 м над уровнем моря или на специальных закрытых участках, защищенных от заноса туда инфекции с ветром или крылатыми формами тлей.

Разработка наиболее эффективных противовирусных мероприятий требует знания характерных особенностей различных вирусов растений. Важно также учитывать сходство и различие между вирусами человека и животных, с одной стороны, и вирусами растений — с другой. Ввиду принципиальных различий в химическом составе, плотности, проницаемости и пластичности оболочек клеток растений и животных закономерности проникновения вирусов в организм и их перехода из клетки в клетку у вирусов человека и животных иные, чем у вирусов растений.

Частицы вирусов растений очень малы. Длина палочки вируса мозаики равна 270 мкм, а поперечное сечение — 15 мкм. Чтобы заразить кусочек чувствительной животной ткани, достаточно погрузить ее в жидкость, содержащую вирус животных или человека. Ткани растений инфицировать таким способом не удастся, если предварительно не повредить эпидермис. При решении вопроса, каким путем вирус в природных условиях переходит из клетки в клетку, внимание фитовирусологов привлекли плазмодесмы — каналцы диаметром в 20—50 мкм, находящиеся в межклеточных мембранах. По ним из зараженной клетки в соседнюю, очевидно, и проникают вирусные частицы одна за другой или даже парами. Согласно электронномикроскопическим исследованиям, диаметр

сферических частиц вируса бронзовости листьев томатов от 80 до 120 мкм, а просвет плазмодесмы в клетках томатов всего 20—100 мкм. Но и для более мелких вирусных частиц, таких, как ВТМ или Х-вирус картофеля, прохождение через плазмодесмы затруднительно. Как показывают наблюдения на ультратонких срезах тканей растений, вирусные частицы склонны к агрегации; тогда наступает закупорка канальцев скоплениями вирусных частиц. Возможно, вирус переходит из одной клетки в другую без белковой оболочки. В прямых электронномикроскопических исследованиях М. И. Гольдиным и В. Л. Федотиной (1956) было показано, что даже в пределах однородной ткани распределение частиц ВТМ весьма неравномерно. Очевидно, эта неравномерность связана с трудностями передвижения. Закономерности проникновения вирусных частиц в ткани растения извне, их перемещения из клетки в клетку, из ядра в цитоплазму, из цитоплазмы в ядро, хлоропласты, митохондрии и рибосомы относятся к числу наиболее актуальных вопросов современной фитовирусологии.

Изучение путей распространения вирусов в природе и их передачи от больных растений к здоровым обнаружило, что в ряде случаев (например, при заболеваниях винограда, томатов, смородины, огурцов) основными переносчиками являются нематоды, и заражение осуществляется через почву. Оказалось, что между нематодами и вирусами существуют сложные взаимоотношения. Например, вирусные заболевания винограда передаются строго определенным видом нематоды, в организме которой они сохраняются дольше, чем в почве. Вирус кольцевой пятнистости табака остается активным в организме нематоды *Xiphinema americanum* более 8 месяцев.

Вирусная болезнь салата (big-vein) продолжала распространяться в условиях, когда все известные пути распространения вируса были исключены. Р. Кампбел (1962) установил, что переносчиками возбудителя являются зооспоры плесневого гриба *Olpidium brassicae*, в которых вирусные частицы способны сохраняться длительное время. Споры гриба, паразитирующего на салате, зараженном вирусом, распространяются ветром на большое расстояние. Оседая на листьях здоровых растений, они прорастают и вносят таким путем вирусные частицы в клетки салата. Этот же гриб служит переносчиком вирусов некроза табака, карликовости табака и других. Зооспоры *O. brassicae*, инфицированные вирусом карликовости табака, передавали инфекцию 35 видам растений, относящимся к 13 семействам. На I Международном конгрессе фитопатологов в Лондоне (1968) Р. А. Джонс сделал сообщение о вирусе парши картофеля, передаваемом грибом *Spongospora subterranea*. Вирус способен сохраняться в спорах этого гриба более года. Аналогичные соотношения установлены между грибом *Toomyxa graminis* и вирусом мозаики пшеницы, а также между многими другими вирусами и грибами.

Как показали многочисленные исследования, низшие грибы служат не только переносчиками вирусных заболеваний, но в ряде случаев и сами поражаются вирусами. По данным Э. Эллиса и У. Клейншмидта (1967), в мицелии гриба *Penicillium stoloniferum* были обнаружены вирусные частицы диаметром 25—30 мкм. У больных грибов уменьшался объем мицелия, но лизиса не наблюдалось. Интересно, что эти пораженные вирусом грибы стимулировали образование противовирусного белкового вещества — интерферона в клетках животных и в культуре ткани. До сих пор было известно, что интерферон возникает в организме человека или животных в ответ на вирусное заболевание. Исследования Эллиса и Клейншмидта показали, что вирусное заболевание — довольно

частое явление у *Penicillium stoloniferum*, *Aspergillus glaucus* и других грибов.

Противоречивые результаты были получены при исследовании на полях и в лабораториях вируса некроза табака. Постепенно выяснилось, что в вытяжках клеток растений, пораженных этим вирусом (точнее двумя вирусами), закономерно обнаруживаются частицы двух размеров. В частицах меньших размеров (17 мкм) уместается всего 1160 нуклеотидов, что недостаточно для их самостоятельного существования, и они способны репродуцироваться лишь при участии другого вируса, более крупных размеров. Такие мелкие вирусы получили название вирусосателлитов. К. Мундрей (1963) указывает, что вирус-сателлит содержит недостаточное количество информации для своей репродукции в клетке хозяина, но может репродуцироваться, если к нему добавить другой вирус большего размера. Другими словами, один вирус определяет наследственные свойства другого. Сложные взаимоотношения двух вирусов по-прежнему выясняются. Установлено, например, что вирус-сателлит не гибнет после 10-минутного прогревания при 90° и сохраняется значительно дольше в растительных остатках почвы, чем обыкновенный вирус некроза табака. Однако до понимания сущности этих взаимоотношений еще далеко.

До сих пор предметом споров остается вопрос о том, в каких участках клетки растения происходит формирование вирусных нуклеиновых кислот — в ядре, цитоплазме, хлоропластах или митохондриях. Решение этого вопроса имеет принципиальное значение для выяснения природы вирусов. Известно, что вирусы нормально репродуцируются в культуре тех растительных тканей (в том числе в тканях корней), клетки которых лишены хлоропластов. Д. Е. Шлегель, С. Х. Смит и Г. А. де Цое-тен (1967) разделяют распространенную точку зрения, согласно которой в ядре образуется вирусная нуклеиновая кислота, а в цитоплазме происходит синтез белковой оболочки и сборка полной вирусной частицы. К. Исау и Р. Х. Гил (1969) считают, что эта концепция не вяжется с фактом обнаружения вирусного нуклеопротеида в ядре. Как было показано М. И. Гольдиным (1963), вирусные включения казахского штамма ВТМ появляются в цитоплазме постоянно на 2—3 дня раньше, чем в ядре. Если бы репродукция этого вируса происходила первоначально в ядре, то и включения, представляющие собой агрегаты вирусных частиц, должны были бы образоваться в ядре раньше, чем в цитоплазме. Можно было бы допустить, что вирусные частицы, репродуцируясь в ядре, проникают затем в цитоплазму, где накапливаются в достаточном количестве, и только после насыщения ими цитоплазмы начинают агрегироваться, образуя включения в ядре. Но это допущение противоречит тому факту, что, возникнув в ядре, включения продолжают расти и выступают из него в виде длинных нитей в цитоплазму, где уже имеются цитоплазматические нитевидные включения. Р. Е. Мэтьюз (1968) сообщает, что его опыты по действию 2-тиоурацила на репродукцию вируса репы свидетельствуют о том, что синтез вирусной белковой оболочки происходит независимо от синтеза вирусной рибонуклеиновой кислоты, которая только и является инфекционным началом. Что касается места формирования собственно вирусной нуклеиновой кислоты, то по этому вопросу даже в отношении одного и того же вируса имеются прямо противоположные суждения. Следует, однако, отметить, что обнаружение вирусных частиц в цитоплазме или в ядре еще не означает, что вирусная нуклеиновая кислота образовалась именно в этих частях клетки. Чтобы

проследить за процессом формирования вирусной нуклеиновой кислоты, потребуются более совершенные методы исследования.

К вирусным заболеваниям растений долгое время относили группу так называемых «желтух», в которую входят столбур томатов, желтуха астр, карликовость шелковицы, «ведьмины метлы» картофеля и многие другие весьма распространенные заболевания растений. Желтухи передаются от больного растения к здоровому только прививкой, а в природных условиях только с помощью цикадок. Эти заболевания характеризуются своеобразным израстанием цветков, уродством кустов, хлорозом и уменьшением размеров листьев. В СССР столбурное заболевание томатов и других пасленовых было изучено К. С. Суховым и А. М. Вовком (1946). Они выявили переносчика столбура — цикадку *Hyalesthes obsoletus*. В дальнейшем вирусологи СССР и других стран интенсивно изучали столбурное и другие заболевания типа желтух, не сомневаясь в их вирусной природе. Но в 1967 г. японские ученые Я. Дои, М. Теренака и другие обнаружили при помощи электронного микроскопа во флоэме шелковицы (карликовость), астр (желтуха), картофеля (ведьмины метлы) микоплазмоподобные организмы. Вскоре микоплазмоподобные организмы были найдены не только в тканях растений, пораженных различными желтухами, но и в тканях цикадок — переносчиков этих заболеваний. У здоровых растений и цикадок их не обнаруживали. В связи с этим открытием вирусная природа желтух растений была поставлена под сомнение, и до сих пор вопрос об истинной природе возбудителя этого заболевания остается одной из наиболее важных проблем фитовирусологии.

## ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ УЧЕНИЯ О ВИРУСАХ БАКТЕРИЙ

Открытие вирусов бактерий было подготовлено развитием микробиологии в конце XIX в. Идеи Л. Пастера о бактериальной этиологии инфекций, разработанные в 80-х годах методы культивирования бактерий на плотных и жидких питательных средах, утверждение в микробиологии идей мономорфизма — все это способствовало изучению морфологических и физиологических особенностей бактерий. Среди других феноменов роста бактерий было описано явление их спонтанного лизиса.

Впервые спонтанное растворение бактериальной культуры было обнаружено в 1892 г. В. Крузе и С. Пансини при изучении роста пневмококка. Спустя четыре года русский бактериолог М. Ганкин (1896) сообщил о бактерицидном действии воды Джамны и Ганга на холерного вибриона. Автор обнаружил сохранение бактерицидных свойств воды этих рек после ее пропускания через бактериальный фильтр. Растворение сибиреязвенных палочек в дистиллированной воде описал в 1898 г. Н. Ф. Гамалея, назвавший это явление бактериолизом. Он объяснил его выделением бактериями специфического вещества — бактериолизина. Исследования многих бактериологов показали, что лизис бактерий может быть обусловлен различными факторами (протеолизом, образованием аутоксина и др.).

Открытие вирусов бактерий принадлежит английскому бактериологу Ф. Туорту. В 1915 г. он установил, что выделенный им литический агент способен проходить через бактериальный фильтр, оказывать патогенное действие и длительно пассивироваться, т. е. отвечал основным критериям вируса, выдвинутым Д. И. Ивановским (1892, 1902). Спустя два

года аналогичное открытие сделал канадский бактериолог Ф. д'Эрелль (1917), высказавший со всей определенностью, в отличие от Туорта, гипотезу о живой природе агента и назвавший его бактериофагом.

Второй период в изучении вирусов бактерий (1917—1938) связан с развитием вирусной теории бактериофагов и формированием представлений о лизогении. Гипотеза д'Эрелля, согласно которой бактериофаг является ультрамикробом (вирусная гипотеза), определила дальнейшее развитие учения о вирусах бактерий. Она поставила два вопроса — какими свойствами живых организмов обладают вирусы бактерий и какие химические и структурные особенности этих вирусов обуславливают их воспроизведение в бактериях?

Идея о паразитарной природе фага, о возможности его применения для лечения и профилактики инфекционных болезней (д'Эрелль, 1919) привлекла к бактериофагу внимание микробиологов всего мира.

Особенно интенсивно исследования по использованию фагов<sup>1</sup> в медицинских целях развернулись в СССР. Так, первый в мире Научно-исследовательский институт бактериофагии был организован в 1935 г. в Тифлисе, а проблемы бактериофагии широко изучались в большинстве микробиологических институтов и лабораторий нашей страны (В. П. Крестовникова, 1930; Н. Ф. Гамалея, 1930; Е. И. Коробкова, 1937; З. В. Ермольева, 1939 и др.).

Наряду с исследованиями, направленными на практическое использование бактериофага, проводились работы по выяснению его природы. Особенно упорно изучал свойства бактериофага Ф. д'Эрелль (1921). Он описал два способа определения числа частиц бактериофага: путем лизиса бульонных культур бактерий при внесении прогрессивно уменьшающихся концентраций бактериофага, вплоть до разведения лизата, когда вносятся единичные частицы фага («конечное разведение»), и по числу образуемых «стерильных» пятен при посеве разведения лизата на бактериальный газон на плотной питательной среде (метод «стерильных» пятен). Этот второй метод в модификации А. Грациа (1936) широко применяется и сейчас. Изучая взаимодействие бактериофага и бактерий, д'Эрелль отметил ряд этапов в этом процессе: прикрепление фага к поверхности клетки, внедрение его внутрь клетки и размножение в ней, завершающееся лизисом клетки и выходом из нее 15—25 частиц бактериофага. Ему удалось наблюдать в темном поле микроскопа лизис бактериальной клетки и появление 15—25 мельчайших «блестящих» точек. Число их точно соответствовало количеству стерильных пятен, образуемых при высеве лизата на бактериальный газон. На основании этого д'Эрелль сделал верный вывод, что эти «блестящие» точки являются частицами бактериофага. Он привел также ряд других доказательств корпускулярности бактериофага: способность его проходить через бактериальные фильтры определенной пористости, осаждение в жидкости при длительном стоянии и др. Д'Эрелль отметил изменчивость бактериофага (объясняя ее способностью фага к адаптации), а также автономность антигенного состава фага. Д'Эрелль считал, что существует только один вид бактериофага — *Bacteriophagum intestinale*, являющийся внутриклеточным паразитом бактерий.

Представления д'Эрелля разделялись далеко не всеми микробиологами. Они противоречили господствовавшей в биологии концепции, согласно которой клетка является минимальной единицей жизни. Зависимость

<sup>1</sup> Так начиная с 40-х годов для краткости стали называть бактериофаг.



размножения фага от роста бактерий, обнаружение у фага нечувствительности к действию антисептиков, отсутствие у него обмена веществ привело к появлению гипотез о неживой природе фага. Вирусной гипотезе фага был противопоставлен ряд других: «неживой экзогенной природы агента» (Т. Кабешима, 1920; А. Кутнер, 1921), «неживого агента бактериального происхождения», «извращенного обмена веществ» (Ж. Борде, М. Чука, 1920; В. Дэвисон, 1922; Р. Дерр, 1922; Е. Джоруп, 1925). Развернулись острые и продолжительные научные дискуссии между сторонниками живой и неживой природы бактериофага, стимулировавшие экспериментальные исследования.

Наибольшее значение для развития вирусной теории фагов имели работы австралийского бактериолога Ф. Бернета (1929—1936) и венгерского биохимика М. Шлезингера (1932—1936). Бернет установил, что существуют различные фаги, отличающиеся по своим физическим, физиологическим и серологическим свойствам. Он показал, что адсорбция фага на бактерии является специфическим процессом и что фаг может адсорбироваться только определенным участком поверхности клетки (рецептором). Поэтому каждый фаг активен только в отношении ограниченного круга штаммов бактерий. Бернет (1936) описал мутанты бактериофагов. Он разработал также метод определения размножения бактериофага в отдельных бактериальных клетках и доказал, что в зараженной бактериальной клетке накапливаются бактериофаги, которые при лизисе клетки внезапно выделяются в окружающую среду. Шлезингер (1932) путем определения скорости осаждения частиц фагов при центрифугировании определил их размеры (20—90 нм). Сходные величины были установлены У. Элфордом и К. Эндрюсом (1932) при пропускании фагов через бактериальные фильтры с градуированным диаметром пор. Шлезингер (1933) первым установил, что бактериофаг представляет собой нуклеопротеид, состоящий из примерно равных количеств белка и нуклеиновой кислоты, которую он в 1936 г. идентифицировал с помощью реакции Фельгена как ДНК. Шлезингер (1936) отметил сходство состава активного препарата фага и хроматина.

Таким образом, к концу 30-х годов было установлено, что бактериофаги характеризуются автономностью, строго определенными размерами, отличаются от бактерий физиологическими, серологическими свойствами, химическим составом (нуклеопротеиды) и в этом отношении сходны с вирусами растений и животных. Выделение ВТМ в виде кристаллов, обладающих всеми свойствами вируса (У. Стенли, 1935), и выявление его нуклеопротеидной природы (Ф. Боуден, Н. Пири, 1936) указывало на то, что способность вирусов к размножению связана с последней.

### Развитие представлений о лизогении

Открытие лизогенных бактерий, способных подвергаться спонтанному лизису, привело к появлению гипотез о бактериальном происхождении фага. Д'Эрелль и другие сторонники вирусной природы фага отрицали существование лизогенных бактерий, считая, что они лишь загрязнены фагом. Однако вскоре были установлены факты, свидетельствующие о существовании лизогенных бактерий. В 1921 г. О. Байль обнаружил спонтанный лизис бактериальной культуры, ранее не проявлявшей признаков лизиса. Из единичных колоний *E. coli* были выделены клоны, одни из которых продуцировали фаг, а другие не обладали этим свойством (О. Байль, 1925; Ж. Борде, 1925). Наконец, Е. Мак-Кинли (1925) установил сохра-

нение лизогенными бактериями способности образовывать фаг даже после продолжительного выращивания в присутствии антифаговой сыворотки. Это доказало независимость спонтанного лизиса от наличия в культуре фага.

Мысль об отсутствии противоречия между существованием лизогенных бактерий и вирусной природой фага впервые высказал Бернет (1929). Стойкое сохранение признака лизогенности в культурах лизогенных бактерий в условиях, исключающих существование свободного фага, а также установленный им факт отсутствия инфекционных частиц фага в разрушенных лизогенных клетках он объяснил тем, что в лизогенных клетках фаг находится в неинфекционной форме в виде зачатка, способного под действием невыясненных причин превращаться в фаг. Оставалась неясной природа «зачатка»: является ли он латентным вирусом или структурой, связанной с генетическим аппаратом клетки. Ответ на этот вопрос дали исследования голландца Л. Доорен де Ионга (1931), установившего, что споры лизогенной культуры *Bac. megaterium* сохраняют свойство лизогенности при 100°. Поскольку фаги инактивируются уже при 75°, Доорен де Ионг высказал мысль, что «зачаток» не может быть латентным вирусом и что фаг образуется в лизогенных бактериях *de novo*. Однако правильный вывод Доорен де Ионга был поставлен под сомнение в связи с выявлением терморезистентности обезвоженных фагов (А. Веддер, 1932).

Изучение лизогении послужило отправным пунктом для формирования гипотез о наследственной природе этого явления. Первая из них была высказана Ж. Борде<sup>1</sup> в 1923 г., который пришел к идее «инфекционной наследственности» лизогенных бактерий. Однако он не связывал с понятием наследственности определенные материальные структуры, а подразумевал под этим явлением «динамическое равновесие» протекающих в бактериях процессов.

Хромосомная теория наследственности нашла свое отражение в гипотезах О. Байля (1925) и особенно Е. Вольмана (1928). Развивая идеи Борде об инфекционной наследственности, Вольман впервые связывает лизогению с наличием материальных носителей «наследственных факторов», характеризующихся простотой организации и способных передаваться во внешней среде. Он постулирует наряду с хромосомным механизмом передачи наследственных факторов существование особого механизма их передачи — посредством окружающей клетку среды («инфекционная наследственность»). Гипотеза инфекционной наследственности, связавшая такие различные феномены, как наследственность и инфекция, привела в дальнейшем к концепции эписом. В 1933 г. супруги Е. и Е. Вольман высказали гипотезу, что фаг существует в двух формах — инфекционной и неинфекционной. По их мнению, при литической реакции происходит чередование инфекционной и неинфекционной фаз в цикле размножения фага. Они предполагали, что фаги в лизогенных бактериях образуются при каждом делении клетки из структур, их не содержащих. Сохранение способности образовывать фаг в лизогенных бактериях осуществляется, по мнению авторов, благодаря наследственному аппарату клетки.

Гипотеза чередования инфекционной и неинфекционной фаз в отношении лизогенных бактерий не подтвердилась, но она способствовала

<sup>1</sup> За разработку теории гуморального иммунитета Ж. Борде в 1919 г. была присуждена Нобелевская премия.

открытию неинфекционной фазы в цикле размножения фага. В 1938 г. американский биохимик Дж. Нортроп, прославившийся своими работами по получению протеолитических ферментов в кристаллической форме (Нобелевская премия, 1946), на основании произвольной аналогии между бактериофагом и ферментом желатиназой, секретируемым культурой лизогенной бактерии, высказал гипотезу, что фаги выделяются лизогенными бактериями в процессе их роста (гипотеза «секреции»). Эта гипотеза вследствие высокого научного авторитета Нортропа получила признание у большинства его современников.

Удобство экспериментов с фагами и такое же высокое содержание ДНК в их нуклеопротеиде, как и в хромосомах высших организмов (М. Шлезингер, 1936), вызвало огромный интерес к репродукции фагов как модели для выяснения природы гена. Именно удобство такой модели побудило физика-теоретика М. Дельбрюка заняться в 1939 г. изучением вирусов бактерий.

С деятельностью Дельбрюка связан третий период в изучении фагов (1939—1953), который характеризуется формированием основ современного учения о вирусах бактерий. Этот период ознаменован фундаментальными исследованиями размножения фагов, их генетических свойств, морфологии частиц, раскрытием природы лизогении, разрешением противоречий между вирусной и генной теориями, а также открытием генетической роли ДНК фагов.

В 1939 г. М. Дельбрюк совместно с Э. Эллисом разработали метод изучения одиночного цикла размножения фагов, который лег в основу их современных количественных исследований. Применение этого метода позволило выявить в цикле размножения фага три этапа: адсорбцию фага бактерией, скрытый период и период лизиса («взрыва» клетки), сопровождающийся выделением нескольких десятков частиц фага. Было доказано, что обязательным условием высвобождения фага из бактериальной клетки является ее лизис. Но оставалось неясным, что происходит в зараженной бактериальной клетке в скрытый период.

Применение генетических методов дало возможность обнаружить рекомбинанты в потомстве фагов, полученном при заражении бактерий мутантами двух близкородственных фагов (М. Дельбрюк, В. Бейли, 1946; А. Херши, 1946)<sup>1</sup>. А. Дёрман установил, что после заражения клетки фаг переходит в неинфекционную форму, интенсивно размножаясь и давая рекомбинанты, которые он назвал вегетативным фагом.

Открытие рекомбинантов у фагов положило начало новому направлению — генетике фагов. Применение генетических методов позволило А. Херши и Р. Ротман (1948, 1949) построить первую генетическую карту фага T2, представленную тремя группами сцепления.

Важное значение имело применение при исследовании фагов электронной микроскопии, меченых атомов и других методов микроанализа. Электронномикроскопические исследования (С. Луриа, Т. Андерсон, 1942) вскрыли сложное строение частицы фага T2, состоящей из головки и отростка. Присоединение фага к поверхности клетки только отростком (Т. Андерсон, 1952) указывало на то, что он представляет собой структуру, обеспечивающую адсорбцию фага. О локализации ДНК в головке фага и ее значении свидетельствовали опыты по образованию «теней» — пустых белковых оболочек фага, освобожденных от ДНК осмотическим

<sup>1</sup> За работы по генетике бактерий и вирусов М. Дельбрюку, А. Херши и С. Луриа в 1969 г. была присуждена Нобелевская премия.

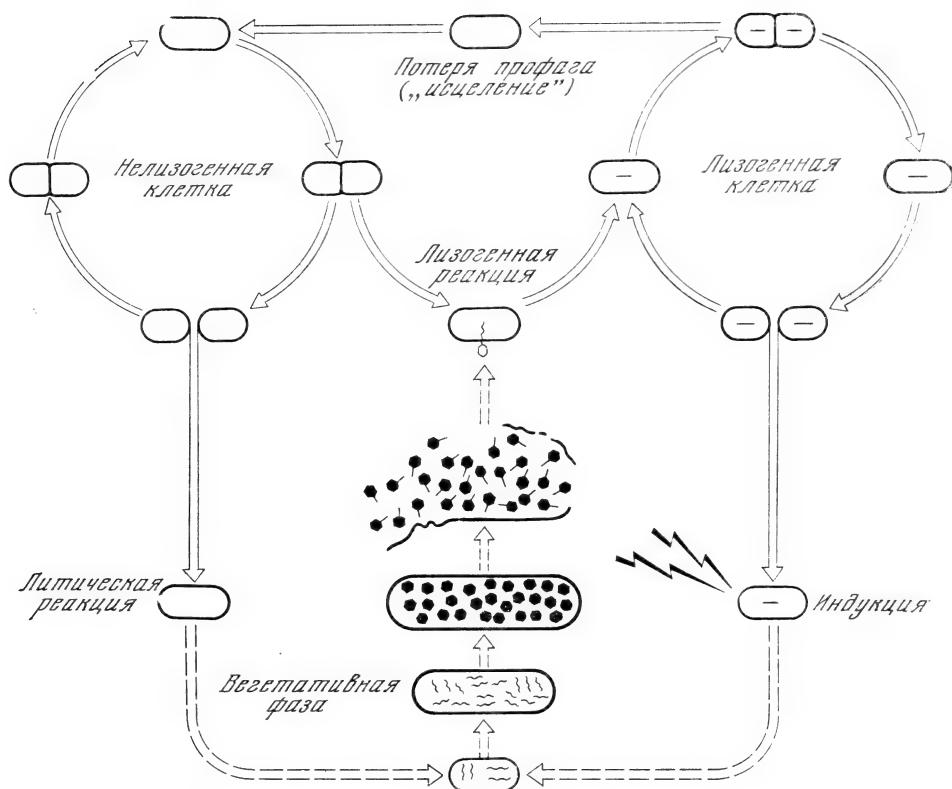
шоком (Р. Херриот, 1951) и способных убивать клетки хозяина без размножения в них.

Роль белка и ДНК фага при инфицировании бактерий была установлена при помощи изотопов  $^{14}\text{C}$  и  $^{15}\text{N}$  А. Херши и М. Чейз (1952). Авторы выявили в механизме заражения бактерий фагом два основных принципа. Первым этапом размножения фага является освобождение его ДНК из белкового чехла, который в дальнейшем перестает функционировать. Одной ДНК достаточно, чтобы вызвать инфекцию. Тем самым было показано, что фаг как таковой не проникает в бактерию и что размножению фага дает начало не родительская частица, а ее ДНК.

Эта работа явилась вехой в развитии учения о вирусах бактерий. Она раскрыла функциональную роль компонентов частицы фагов, механизм заражения бактерий вирусом и убедительно доказала генетическую роль ДНК вирусов бактерий. Хотя значение ДНК как наследственного вещества было установлено еще в 1944 г. при изучении трансформирующего агента пневмококка, только эта работа привела к резкому изменению взглядов на природу гена. Она поставила также ряд важнейших вопросов, определивших последующее развитие вирусологии: каков механизм репликации ДНК вирусов бактерий, каким образом вирусная ДНК определяет синтез специфических вирусных белков?

### Расшифровка природы лизогении

Несоответствие гипотезы «секреции» Нортропа фактам, установленным в 40-х годах Дельбрюком, привело к дискредитации не только этой гипотезы, но и самого феномена лизогении, задержав развитие этой проблемы на 10 лет. Изучение лизогении было возобновлено в 1949 г. в институте Пастера французскими учеными А. Львовым и А. Гутман. В 1950 г. они установили сохранение у единичных клеток лизогенного штамма бактерий в отсутствие бактериофага признака лизогенности в течение 19 генераций, доказав тем самым наследственную природу лизогении. Этот факт нельзя было отнести за счет адсорбированных частиц фага, так как в этом случае их число составило бы  $2^{19}$  и они заняли бы объем, во много раз превышающий размеры клетки. Львов и Гутман раскрыли также механизм образования фага лизогенными бактериями, показав, что фаг всегда выделяется только в результате лизиса клетки-хозяина. В том же году А. Львов, Л. Симинович и Н. Кьелдгаард установили способность ультрафиолетовых лучей индуцировать лизис лизогенных бактерий. В 1953 г. Львов создал унитарную концепцию лизогении, в которой он, так же как и ранее Бернет, объяснял все свойства лизогении бактерий наличием в них неинфекционного зачатка, названного им профагом (Нобелевская премия, 1965). Принципиально новым в гипотезе Львова является взгляд на профаг как генетический компонент фага, способный индуцироваться под действием ультрафиолетовых лучей. Профаг интегрирован с генетическим аппаратом клетки и продуцируется координированно с ним. Качественное различие в поведении профага и неинфекционной формы фага в случае продуктивной реакции (гонофага) состоит в том, что первый никогда не размножается, а гонофаг размножается, переходя в вегетативную фазу жизненного цикла, завершающуюся образованием инфекционных частиц фага. Различие в поведении профага и гонофага автор связывает с блокированием в профаге генов, ответственных за продуктивную реакцию. При лизогенизации происходит редукция генома фага в определенном участке хромосомы бактерий. Превращение профага в гонофаг при



Общая схема лизогении (по А. Львову, 1953)

индукции Львов объясняет разрывом слабой связи между профагом и бактериальной хромосомой. Все фаги по их способности вызывать продуктивную или лизогенную реакцию он подразделяет на вирулентные и умеренные. Концепция Львова была по существу эвристической.

Экспериментальная проверка этой концепции стала возможна в результате открытия Э. Ледерберг (1951) лизогенности у штамма K12 *E. coli*, способного осуществлять конъюгацию, сопровождающуюся образованием рекомбинантов (Дж. Ледерберг, Э. Тейтум, 1946)<sup>1</sup> и выделением ею умеренного фага, названного лямбда (фаг  $\lambda$ ). Это открытие создало основу для систематического изучения лизогении.

В 1951 г. В. Фримен обнаружил явление лизогенной конверсии — образование токсигенных штаммов дифтерийной палочки из нетоксигенных после контакта последних с умеренными дифтерийными фагами. Приобретение бактерией новых наследственных признаков в результате лизогенной конверсии связано, видимо, с внесением новой генетической информации фага, поскольку при утрате профага клетка теряет приобретенные признаки (см. также главу 7).

В 1952 г. Н. Циндер и Дж. Ледерберг открыли феномен трансдукции — направленного переноса умеренным фагом генетической информа-

<sup>1</sup> За работы по генетике микроорганизмов эти исследователи совместно с Дж. Бидлом были удостоены в 1958 г. Нобелевской премии.

ции от бактерии-донора к бактерии-реципиенту. При трансдукции происходит перенос одного из признаков бактериальной клетки — способности синтезировать какую-либо аминокислоту или сбраживать тот или иной углевод. Приобретение трансдуцированной бактерией только селективных признаков указывало на способность фага захватывать лишь незначительную часть генома бактерии-донора (см. также главу 7).

В 1953 г. Б. Стокер, Н. Циндер и Дж. Ледерберг выявили возможность переноса у сальмонелл трансдуцирующим фагом от одной бактерии к другой двух генов, один из которых определяет наличие жгутика, а другой — его антигена. Трансдукция двух рядом расположенных генов указывает на их тесное сцепление и, наоборот, обособленный перенос генов свидетельствует о расположении их в хромосоме относительно далеко друг от друга. Таким образом, феномен трансдукции явился важным инструментом определения локализации генов в хромосомах бактерий и построения их генетических карт.

Четвертый период (с 1953 г.) характеризуется появлением новых направлений — молекулярной биологии и молекулярной генетики вирусов бактерий. Открытие генетической функции ДНК стимулировало исследование ее структуры. Предложенная Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953) модель строения молекулы ДНК в виде двойной спирали и установление принципа комплементарности ее оснований объяснили генетические свойства ДНК фагов — способность к репликации, мутированию и рекомбинации — и позволили сделать важные предсказания, определившие развитие молекулярной биологии вирусов бактерий. Так, на основании принципа комплементарности оснований ДНК Уотсон и Крик постулировали полуконсервативный механизм ее репликации (см. главу 24). Репликация ДНК фагов Т-серии, как показала А. Роллер (1961), осуществляется при помощи ферментов ДНК-полимераз (А. Корнберг, 1959). Точный механизм ее еще не известен. Р. Окаси и другие (1968) указывают, что при репликации образуются короткие отрезки ДНК, которые сшиваются между собой ферментом ДНК-лигазой.

Открытие фага  $\phi$ X174, содержащего однонитчатую ДНК (Р. Синсхеймер, 1959), не только не опровергло, но, наоборот, подтвердило универсальность полуконсервативного механизма репликации ДНК у вирусов бактерий. Оказалось, что после проникновения в клетку одноцепочечной ДНК фага  $\phi$ X174, так называемой «плюс»-цепи, на ней формируется комплементарная ей «минус»-цепь и в результате образуется двухцепочечная репликативная форма. «Минус»-цепь и служит матрицей для синтеза информационной РНК фага  $\phi$ X174 (Р. Синсхеймер, 1968).

В 1968 г. М. Гулиан, А. Корнберг и Р. Синсхеймер, используя препараты ДНК-полимеразы и лигазы из *E. coli*, осуществили репликацию ДНК фага  $\phi$ X174 *de novo*.

Генетические исследования с использованием большого числа различных мутаций фагов Т2 и Т4 показали, что все их гены имеют одну группу сцепления (Р. Стрейзингер, В. Брюс, 1960). В 1963 г. Р. Стрейзингер, Р. Эдгар и Г. Денхардт при тригибридном скрещивании различных мутантов фага Т4 обнаружили, что между генетическими локусами, расположенными в крайних точках линейной карты, рекомбинанты не образуются. Отсюда они сделали вывод, что генетическая карта этого фага представляет кольцо. Применение условно-летальных мутантов, открытых у фага Т4, соответствующие мутации которых располагаются во всех секторах карты, позволило получить более точное представление о генетической карте фага Т4.

Карма ts-мундзуй



**Маркеры, использованные для построения  
обеих карт**

### Прямое сцепление

### Непрямое или предполагаемое сцепление

Построена на основе сравнительного анализа сцепления на «исторической карте» и на картах условнолетальных am- и ts-мутаций



Важное значение для развития молекулярной генетики вирусов бактерий имели работы С. Бензера (1955), установившего тонкое строение гена  $\pi$ I фага T4. Он показал, что этот ген состоит из двух функциональных участков, названных им цистронами А и В, которые содержат по 1000—15 000 нуклеотидов. Каждый цистрон состоит из большого числа единиц мутаций (мутонов) и рекомбинаций (реконов). Мутоны, по мнению автора, соответствуют одному нуклеотиду, а рекон — шести.

Таким образом, работы Бензера позволили представить ген и его компоненты в виде определенного числа нуклеотидов. Обнаружение в гене  $\pi$ I фага T4 двух рядом расположенных цистронов привело к изменению представлений о природе связи между геном и определяемым им признаком. Вместо установленной биохимической генетикой зависимости «один ген — один фермент» получает признание формула «один ген — один полипептид», согласующаяся с данными о наличии в ряде активных белков нескольких полипептидных цепей. Выявление определенного порядка локализации цистронов в области  $\pi$ II фага T4, контролирующего синтез активного белка, пролило свет на механизм связи между геном и ферментом: линейный порядок расположения цистронов обуславливает последовательный синтез соответствующих полипептидов, входящих в состав активного белка.

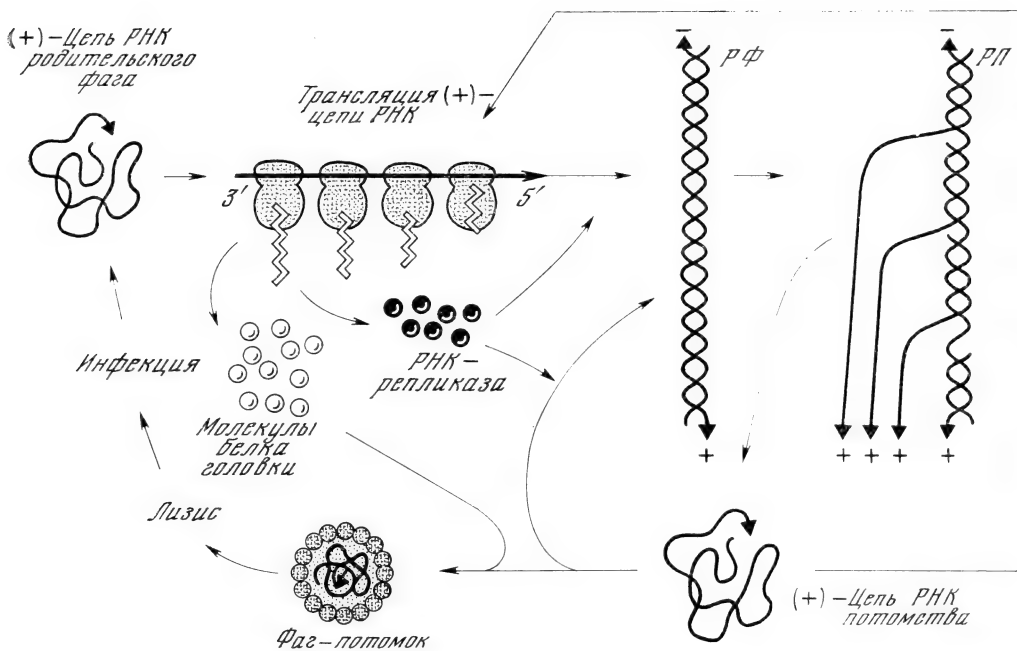
Работы Бензера способствовали решению проблемы генетического кода и познанию механизма мутаций. Именно используя область гена  $\pi$ II фага T4 в качестве модели, Ф. Крик, Л. Барнет, С. Бреннер и Р. Уоттс-Тобин (1961) установили общую природу записи генетической информации для белков, а Э. Фриз (1961), С. Бреннер, Л. Барнет и Л. Оргель (1961) выяснили природу точечных мутаций (см. главу 24).

В 1961 г. Н. Циндер и Т. Лёб открыли новый класс вирусов бактерий. Они выделили фаги f1 и f2, размножающиеся только в мужских штаммах бактерий ( $F^+$  и  $Hfr$ ). Подобное ограничение обусловлено тем, что для адсорбции этих фагов необходимы F-пили, находящиеся только на поверхности мужских бактерий. Детали механизма проникновения фагов f1 и f2 не выяснены. Вскоре были открыты другие фаги, специфичные к мужским штаммам; многие из них напоминают f1 или f2. С фагом f1 оказались сходны фаги fd, M13 и F12, с фагом f2 — фаги MS2, fr и R27. Поэтому эти два семейства фагов условно обозначают символами f1 и f2.

Фаг f1 оказался мелким фагом, содержащим одноцепочечную ДНК, как и фаг  $\phi$ X174. Но в отличие от последнего он содержит вдвое больше белка и имеет форму длинной изогнутой палочки. Механизм репликации ДНК фага f1 такой же, как у фага  $\phi$ X174.

Фаг f1 отличается от всех вирусов бактерий способом его выделения из зараженной клетки-хозяина: секретирующие его клетки *E. coli* продолжают расти и размножаться и никакого лизиса при этом не происходит. Так, спустя более 20 лет после того, как в опыте с одиночным циклом размножения фага было доказано высвобождение фагов только путем лизиса клетки, оказалось, что сторонники гипотезы «секреции» не так уж сильно ошибались.

Лёб и Циндер (1961) установили, что фаг f2 является мелкой сферической частицей, содержащей одноцепочечную РНК. Знание механизма репликации одноцепочечной молекулы ДНК фага  $\phi$ X174 навело авторов на мысль, что в зараженных фагом f2 клетках РНК может находиться в двухцепочечной репликативной форме, что было установлено при помощи меченых атомов и седиментационного анализа. Авторы предложили



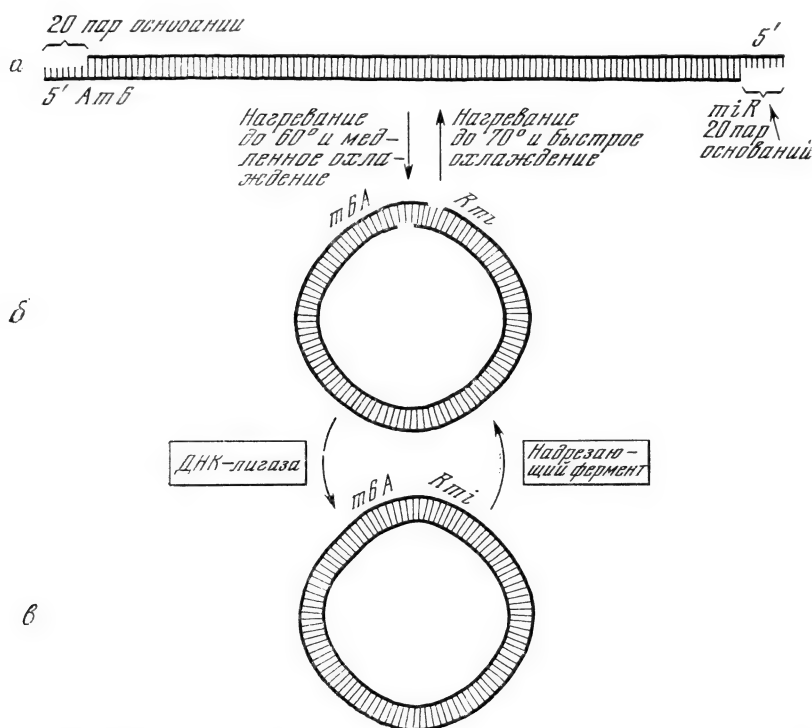
Общая схема внутриклеточного развития РНК-содержащего фага и его репликации (по Г. Стенту, 1971)

РФ — двухцепочечная репликативная форма, состоящая из «плюс»- и «минус»-цепей, синтезируется под действием фермента РНК-репликазы; РП — репликативный промежуточный продукт, состоящий из «минус»-цепи РНК и нескольких «плюс»-цепей, синтезирующихся друг за другом на матричной «минус»-цепи.

следующую схему механизма репликации РНК фага f2. Одноцепочечная родительская цепь РНК, так называемая «плюс»-цепь, используется в качестве матрицы для синтеза комплементарной «минус»-цепи; в результате образуется двухцепочечная репликативная форма, «минус»-цепь которой служит матрицей для синтеза «плюс»-цепей РНК. До окончания синтеза первой дочерней «плюс»-цепи на репликативной форме начинается синтез второй, третьей, четвертой дочерних «плюс»-цепей. В итоге репликативная форма превращается в так называемый репликативный промежуточный продукт, состоящий из двухнитчатой РНК и нескольких однонитчатых РНК. На поздних этапах латентного периода содержание репликативной формы и репликативного промежуточного продукта достигает окончательного уровня, число частиц увеличивается, пока процесс репродукции не завершается лизисом клетки.

В экстрактах клеток *E. coli*, зараженных фагом f2, был обнаружен фагоспецифичный фермент РНК-репликаза. Этот фермент оказался способным осуществлять синтез «плюс»- и «минус»-цепей фаговой РНК in vitro в реакционной смеси, содержащей фаговую РНК-матрицу и четыре рибонуклеозидтрифосфата (АТФ, ГТФ, УТФ и ЦТФ).

В 1965 г. И. Харуна и С. Спигельман очистили от нуклеаз ферментный комплекс РНК-репликазы, выделенный ими из экстрактов клеток *E. coli*, зараженных фагом Q $\beta$  (этот фаг близок фагу f2), что позволило им наблюдать репликацию вирусной РНК in vitro. Вновь синтезированная



#### Образование кольцевой формы и «липких концов» ДНК фага $\lambda$ (по Э. Кэмпбеллу, 1969)

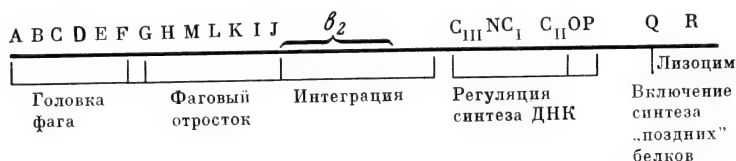
а — хромосома инфекционной частицы фага  $\lambda$ . Слева находится ген А, справа — ген R; б — при нагревании раствора ДНК фага до 60° и медленном охлаждении «липкие концы» соединяются друг с другом. При нагревании до 70° «липкие концы» плавятся, и быстрое охлаждение восстанавливает линейную структуру молекулы ДНК фага  $\lambda$ ; в — в зоне соединения «липких концов» имеется разрыв в двойной спирали ДНК, который «сшивает» фермент ДНК-лигаза. При вхождении колец дочерней ДНК в головку фага-потомка специальный «надрезающий фермент» делает разрыв в каждой цепи; в результате образуется линейная хромосома с «липкими концами»

РНК была не только идентична родительской РНК по физическим и химическим свойствам, но и обладала инфекционностью. Проникнув в клетку, она вызывала образование в ней интактных инфекционных частиц фага Q $\beta$ . Эти исследования позволили понять механизмы репликации РНК-содержащих вирусов растений и животных.

В 50-х годах тщательному изучению подвергся фаг  $\lambda$ . Во многих отношениях он оказался сходным с Т-четными фагами. Частица его состоит из головки и длинного отростка. По составу ДНК фаг  $\lambda$  также близок Т-четным фагам (в его ДНК не содержится только гликолизированного оксиметилцитозина). Наибольший интерес представляет открытие «липких концов» — одноцепочечных участков длиной в 20 нуклеотидов на каждом из 5'-концов ДНК фага  $\lambda$  (А. Херши, Е. Буржи, Л. Ингрэм, 1963). Эти участки комплементарны и поэтому позволяют молекуле ДНК свертываться в кольцо. ДНК внутриклеточного фага представляет собой замкнутое ковалентной связью кольцо, образованное путем «скрепления» липких концов (Е. Янг, Р. Синсхеймер, 1964). В 1967 г. Р. Ву и А. Кайзер расшифровали нуклеотидную последовательность липких концов фага  $\lambda$ .

При созревании фаговых частиц кольцевая вегетативная ДНК «перекусывается» ферментом по двум специфическим межнуклеотидным связям в разных полинуклеотидных цепях, что восстанавливает линейную структуру ДНК с липкими концами, которая и служит хромосомой для дочерних инфекционных фаговых частиц.

В 1961 г. Э. Кэмпбелл выделил большое число условно-летальных мутантов фага  $\lambda$  (мутации могут располагаться в разных частях хромосомы). Скрещивая их между собой, а также другие выделенные к этому времени мутанты фага  $\lambda$ , Кэмпбелл построил генетическую карту фага  $\lambda$ , на которой ему удалось идентифицировать 18 генов. Он показал, что гены от А до F ответственны за синтез белка фагового отростка, гены от G до J — за формирование головки, ген R — за синтез лизоцима. Все эти гены в отличие от гена N, контролирующего репликацию ДНК, относятся к «поздним генам».



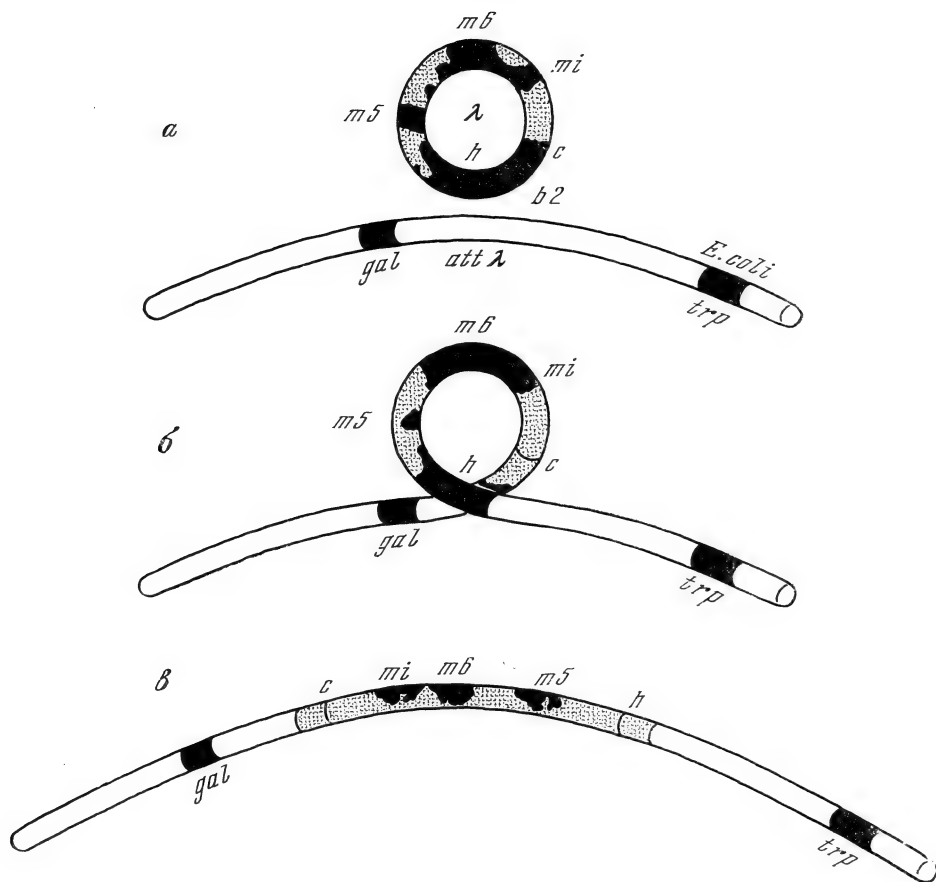
Генетическая карта вегетативного фага  $\lambda$  (по Э. Кэмпбеллу, 1961)

Гены А — R необходимы для воспроизводства фага в продуктивном цикле. Гены  $C_I$ ,  $C_{II}$  и  $C_{III}$  связаны с репрессией продуктивного цикла

Как показали в 1967 г. К. Тейлор, З. Храдечна и В. Шибальски, разные гены транскрибируются с одного или другого конца цепи, и транскрипция может идти в противоположных направлениях. В 1969 г. Шибальски установил, что обе цепи ДНК фага  $\lambda$  являются генетически активными. В 1954 г. Ф. Жакоб и Е. Вольман при скрещивании лизогенных мутантов Hfr с нелизогенной бактерией-реципиентом F' установили так называемое явление зиготной индукции профага. Ее не наблюдалось в случае, когда бактерия-реципиент была лизогенной. На этом основании Г. Бертани (1958) сделал заключение, что зиготная индукция определяется свойствами цитоплазмы клетки-реципиента и что иммунитет лизогенных бактерий к гомологичному умеренному фагу контролируется цитоплазматическим фактором (веществом «иммуности»). В 1957 г. А. Кайзер открыл у фага  $\lambda$  с-мутанты (от англ. слова clear), утратившие лизогенность и поэтому образующие прозрачные стерильные пятна (умеренные фаги образуют мутные стерильные пятна из-за вторичного роста лизогенизированных бактерий). Эти мутанты сыграли важную роль в выяснении механизма лизогении. Кайзер скрестил большое число с-мутантов с другими мутантами по типу стерильных пятен и установил, что все с-мутации расположены в одной области генетической карты фага C, определяющей иммунитет. Он показал, что с-мутации распределяются по трем генам —  $C_I$ ,  $C_{II}$  и  $C_{III}$ . Способность лизогенизировать чувствительные клетки в первую очередь контролируется геном  $C_I$ . Мутация  $C_I$  блокирует цепь реакций, приводящих к превращению генома фага в профаг. При смешанном заражении чувствительных бактерий фагами  $\lambda$  дикого типа ( $\lambda c^+$ ) и их мутантом  $C_I$  ( $\lambda C_I$ ) удавалось выделить лизогенные клоны, содержащие оба профага ( $\lambda c^+$  и  $\lambda C_I$ ). Из этого следует, что ген  $c^+$  доминирует над  $C_I$  и что мутанты гена  $C_I$  имеют какой-то дефект, из-за которого нарушен синтез специфического иммунного реп-

рессора. В 1961 г. Жакоб и Моно предположили, что лизогения является примером регуляции активности гена под действием репрессора. Согласно их взгляду, умеренный фаг продуцирует репрессор, специфически блокирующий функции ранних генов этого фага. Поскольку поздние гены могут функционировать только в присутствии некоторых соединений, контролируемых ранними генами, индукция профага возможна только при разрушении репрессора под действием ультрафиолетовых лучей. Эта гипотеза получила экспериментальное подтверждение. Репрессор фага  $\lambda$ , как показали М. Пташне (1967) и В. Пирота и М. Пташне (1969), является белком, способным *in vitro* присоединяться к двум операторам ( $O_L$ ,  $O_R$ ), расположенным на генетической карте фага  $\lambda$  в области иммунитета. Мутации в этих операторах снижают их сродство к репрессорам и позволяют функционировать оперонам, считываемым в противоположных направлениях, начиная с промоторов  $P_L$  и  $P_R$ . Считывающийся влево оперон включает ген  $N$ , другой содержит гены, необходимые для репликации ДНК и регуляции синтеза репрессора. Репрессия этих двух оперонов продуктом гена  $C_I$  предотвращает активность всех генов литического фага, поскольку продукт гена  $C_I$  требует проявления активности гена  $Q$ , который в свою очередь нуждается в транскрипции поздних генов (Н. Хопкинс, 1970; Б. Батлер, Х. Эколс, 1970) (см. главу 24). Таким образом, фаг  $\lambda$  явился первым биологическим объектом, у которого были раскрыты механизмы регуляции активности генов, определяющие его развитие.

Гипотеза Львова о включении профага в хромосому клетки-хозяина была подтверждена многочисленными данными. Скрещивая лизогенные и нелизогенные клоны *E. coli* K12, Е. Л. Вольман (1953) и П. Фредерик (1954) выявили у рекомбинантов расщепление по признаку лизогенности, показав тем самым, что профаг  $\lambda$  ведет себя как ген бактерий. В 1954 г. Р. Эпплярд, скрещивая два родительских штамма *E. coli* K12, лизогенных по разным мутантам фага  $\lambda$ , доказал, что генетическим детерминантом лизогенности является сам профаг и что он локализован рядом с геном  $gal_4$ . Локализация профага на хромосоме бактерии была установлена независимо с помощью мутантов  $Hfr$ , передающих при конъюгации с бактерией-реципиентом свою хромосому строго ориентированно, начиная с определенного конца (Е. Л. Вольман, Ф. Жакоб, 1954). Профаг  $\lambda$  поступал в зиготу сразу после локуса  $gal$ , но перед локусом  $trp$ , что указывало на расположение профага между этими локусами. В 1961 г. Г. Келленбергер, М. Зичичи и Дж. Уйгл нашли, что фаг  $\lambda$  с делецией  $b2$  не способен включаться в хромосому бактерий, но может вызывать продуктивную реакцию. Они показали, что область  $b2$  участвует в генетическом обмене между хромосомой фага  $\lambda$  и участком хромосомы бактерии между генами  $gal$  и  $trp$ . Этот участок получил название локуса прикрепления (локус  $att\lambda$ ). Мутанты фага  $\lambda$ , не имеющие локуса  $b2$ , не могут включиться в хромосому бактерий. В 1962 г. Э. Кэмпбелл предложил модель физического включения (интеграции) хромосомы фага в хромосому клетки-хозяина. Между областью  $b2$  хромосомы фага  $\lambda$ , замкнутой в кольцо, и локусом  $att\lambda$  бактериальной хромосомы происходит синапс. Затем хромосома фага разрывается между генами  $h$  и  $c$  (в области  $b2$ ), а хромосома бактерии — между генами  $gal$  и  $trp$ , после чего гетерологические участки воссоединяются. В результате кроссинговера образуется одна непрерывная генетическая структура с геномом фага  $\lambda$  между генами  $gal$  и  $trp$ . Таким образом, генетическая карта профага представляет собой перестановку карты вегетативного фага. Модель ин-



Модель Кэмпбелла (1962) интеграции профага

а — кольцевая хромосома фага образует синапс с местом прикрепления фага  $\lambda$  ( $att\lambda$ ) на хромосоме бактерии; б — хромосома фага разрывается между генами h и c (в области b2, а хромосома бактерии разрывается между генами gal и trp; в — в результате кроссинговера образуется одна непрерывная генетическая структура, содержащая геном фага между генами gal и trp

теграции профага, предложенная Кэмпбеллом, была подтверждена генетически (Р. Ротман, 1965).

Исследования лизогении и трансдукции, показавшие изменения свойств клетки-хозяина в результате физического включения в хромосому клетки генома умеренных лизогенирующих и трансдуцирующих фагов, навели на мысль, что вирусный канцерогенез также может быть связан с включением генома онкогенного вируса в хромосому клетки (Р. Дюльбекко, 1960; Л. А. Зильбер, 1961). Это привело к интенсивным исследованиям в последние годы онкогенных ДНК- и РНКсодержащих вирусов.

## ИЗУЧЕНИЕ ВИРУСОВ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

После того как Д. И. Ивановский установил способность ВТМ проходить через фильтры, задерживающие бактерии, началось изучение в том же плане возбудителей различных болезней животных и человека. Уже в 1898 г. Ф. Лефлер и П. Фрош сообщили о фильтруемости вируса ящура.

Путем количественного определения вируса они показали его способность размножаться в пораженном организме. В течение нескольких последующих лет была установлена фильтруемость возбудителей чумы кур, желтой лихорадки и чумы свиней.

Поскольку большинство вирусов увидеть при помощи светового микроскопа нельзя, усилия ученых на первых этапах были направлены на изучение более крупных образований, которые формируют некоторые вирусы в пораженных клетках. Подобные включения были описаны еще в XIX в. при контагиозном моллюске человека, при оспе птиц (О. Боллинджер) и при оспе человека (Г. Гварниери). В 1903 г. А. Негри описал своеобразные тельца, выявляемые в протоплазме нервных клеток при бешенстве. В 1921 г. Б. Липшиц классифицировал вирусные включения по их местоположению в ядре или цитоплазме клетки. Вирусы оспы и бешенства, например, формируют включения в цитоплазме, аденовирусы и герпетические вирусы — в ядре, а вирус кори — в ядре и цитоплазме. Было установлено, что включения различаются по своей структуре. Они могут представлять собой места синтеза вирусных компонентов (оспенные вирусы), агрегаты вирусных частиц (аденовирусы) или являться следствием нарушенного клеточного обмена (при герпетической инфекции).

Впервые непосредственно вирусные частицы удалось увидеть Дж. Буисту в 1887 г. при исследовании материала от оспенного больного; возбудитель оспы относится к наиболее крупным вирусам, размеры которого находятся на границе разрешающей способности светового микроскопа.

До 1931 г. выделение и культивирование вирусов человека и животных осуществлялось почти исключительно путем заражения восприимчивых животных. Имелись отдельные успешные попытки размножения вирусов в клеточных культурах (осповакцины, ящура), однако ввиду сложности техники они не нашли сколько-нибудь широкого применения.

Путем заражения животных были изолированы и изучены возбудители оспы, бешенства, простого герпеса, гриппа, полиомиелита, лимфопитарного хориоменингита, желтой лихорадки, ряда клещевых и комариных энцефалитов, энцефаломиелитов лошадей и некоторые другие. Однако этот метод не позволял получать вирус в больших количествах, необходимых для его детального изучения; к тому же большие трудности представляла очистка материала от тканевых фрагментов. Кроме того, далеко не все вирусные инфекции удавалось воспроизвести на лабораторных животных.

Толчком для дальнейшего развития вирусологии послужило открытие в 1931 г. А. Вудраффом и Е. Гудпасчуром возможности культивировать вирус оспы кур в развивающемся курином эмбрионе. Было установлено, что очень многие вирусы хорошо размножаются в этих условиях, накапливаясь в хорионаллантоисной оболочке и жидкостях эмбриона. Очистка вируса от аллантоисной жидкости оказалась сравнительно простой. К тому же у некоторых вирусов (например, ряда представителей оспенной группы) была обнаружена способность вызывать на хорионаллантоисной оболочке очаговые поражения, по числу которых можно весьма точно определить титр вируса.

В 1941 г. Г. К. Херст обнаружил у вируса гриппа способность склеивать эритроциты кур. В дальнейшем у многих вирусов была установлена способность агглютинировать эритроциты тех или иных млекопитающих и птиц. Это дало в руки вирусологов простой метод количественного определения многих вирусов и соответствующих антител.



В 30-е годы были разработаны новые методы исследования вирусов. В 1939 г. М. фон Арденн и Х. Руска предложили метод электронно-микроскопического исследования вирусных частиц, находящихся во взвеси. Позже была разработана методика получения ультратонких тканевых срезов, позволяющая исследовать электронномикроскопически вирусы внутри пораженных клеток. Для получения концентрированных вирусных суспензий стали использовать центрифугирование при большом числе оборотов. Путем измерения скорости осаждения различных вирусов оказалось возможным определить их размеры и вес. В 1933 г. У. Дж. Элфорд предложил использовать для определения размеров вирусов коллоидные мембраны с различной величиной пор. После получения ВТМ в кристаллическом виде было установлено, что формировать кристаллические структуры могут и некоторые мелкие вирусы позвоночных, например вирус полиомиелита.

Совершенно исключительное значение для развития вирусологии имела предложенная в 1949 г. Дж. Эндерсом, Т. Уэллером и Ф. Роббинсом методика получения однослойных клеточных культур из обработанных трипсином тканей. Она позволяет выращивать практически любые типы клеток. Выращенные в культуре клетки нередко обладают значительно более широким спектром восприимчивости по отношению к различным вирусам, чем те же клетки в организме. При инокуляции достаточной дозы вируса оказалось возможным инфицировать одновременно все клетки однослойной культуры. Это позволило получать вирус в высоком титре, к тому же с небольшой примесью клеточных белков. Большинство вирусов при развитии в однослойных культурах вызывает дегенерацию клеток («цитопатический эффект»). Это явление стали широко использовать для титрования вирусов и антител.

Р. Дюльбекко и М. Фогт (1952) разработали на основе однослойных клеточных культур методику получения под слоем агара или другого геля колоний вируса (бляшек), образующихся из одной инфекционной вирусной частицы. Метод позволил производить точный подсчет количества инфекционных вирусных частиц, а также выделять отдельные клоны вируса, что необходимо при генетических и иных исследованиях.

Размеры вирусов животных и человека находятся в пределах от 300 нм (оспепные вирусы) до 18—22 нм (адено-ассоциированные). Использование электронной микроскопии и рентгеноструктурного анализа в сочетании с рядом других методов позволило в течение последних двух десятилетий расшифровать структуру большинства вирусов. Начало этим исследованиям положили Ф. Крик и Дж. Уотсон в 1956 г. Было установлено, что все вирусы человека и животных состоят из ядра, содержащего один тип нуклеиновой кислоты — ДНК или РНК, и протеиновой оболочки (капсида). Вместе обе эти структуры носят название нуклеокапсида. Капсид любого вируса построен из структурных субъединиц, каждая из которых представляет одну или несколько полипептидных цепей. Существует два типа организации субъединиц — спиральный и кубический. У некоторых крупных вирусов (например, оспепных) могут комбинироваться оба способа соединения субъединиц. При спиральной структуре нуклеокапсид имеет форму тяжа (например, у вируса гриппа), а при кубической — правильного многогранника (например, у аденовирусов).

Мелкие вирусы (например, вирус полиомиелита) представляют собой «голый» нуклеокапсид. Более крупные вирусы (герпетические, миксовирусы) имеют еще внешнюю оболочку, которая у ряда вирусов состоит в

основном из материала клетки и содержит протеины, углеводы и иногда липиды.

Большинство РНКсодержащих вирусов животных и человека содержит одну молекулу одноцепочечной РНК. Исключение составляют реовирусы и группа орбивирусов, у которых РНК состоит из двух комплементарных цепей. У большинства ДНКсодержащих вирусов нуклеиновая кислота представляет собой двухцепочечную молекулу и только одна группа вирусов (парвовирусы) имеют одноцепочечную ДНК. Величина информации, заключенной в нуклеиновой кислоте разных вирусов, различна и зависит от длины тяжа нуклеиновой кислоты. Мелкие вирусы могут синтезировать небольшое число протеинов, более сложные — помимо структурных протеинов еще ферменты. Некоторые вирусы (например, адено-ассоциированные) обладают, по-видимому, недостаточной информацией даже для собственного воспроизводства: для своего размножения они нуждаются в аденовирусе-помощнике.

Для изучения процессов репликации вирусов животных и человека и взаимодействия их с клетками большое значение имел разработанный А. Кунсом (1941) метод окраски вирусных антител флюорохромами, например флюоресцеин-изотиоцианатом, который позволяет изучать при помощи люминесцентной микроскопии динамику накопления вирусных белков в клетке. На том же принципе основано использование конъюгированных с ферритином или пероксидазой антител, когда вирусные антитела в клетке выявляют при помощи электронной микроскопии.

Адсорбция вирусов животных на клетках происходит в результате действия электростатических сил, межмолекулярных сил Ван-дер-Ваальса, а также взаимодействия соответствующих друг другу рецепторов вируса и клетки. Есть вирусы (например, пикорнавирусы), адсорбирующиеся только на восприимчивых клетках; другие (оспенные и аденовирусы) могут соединяться как с восприимчивыми, так и невосприимчивыми клетками. Некоторые клетки, не обладающие рецепторами для взаимодействия с какими-либо вирусами *in vivo*, приобретают их при культивировании *in vitro* (почечные клетки приматов к вирусу полиомиелита).

В отличие от бактериофагов вирусы животных не обладают каким-либо сложным аппаратом для введения в клетку своей нуклеиновой кислоты; они просто фагоцитируются клеткой. Некоторые вирусы (например, полиомиелита) уже при адсорбции на клетке теряют свой капсид. Другие (герпетические и оспенные вирусы, миксо- и аденовирусы) проникают в клетку в виде цельных вирионов и уже там нуклеиновая кислота освобождается из капсида.

Было выяснено, что процесс репликации отдельных вирусов человека и животных имеет определенные особенности, однако у всех она протекает по общей принципиальной схеме. Репликация начинается с синтеза «ранних протеинов», которые служат для репликации нуклеиновой кислоты, но не включаются в вирусные частицы. Лишь после этого начинается процесс репликации самой нуклеиновой кислоты.

Что касается процесса синтеза структурных белков, входящих в состав вируса, то оказалось, что он протекает несколько differently у ДНК- и РНКсодержащих вирусов. Для передачи информации у первых на одном из тяжей ДНК после их расхождения концентрируются рибонуклеотиды, из которых синтезируется РНК (информационная РНК), передающая информацию от ДНК клеточным рибосомам, где происходит синтез вирусных белков. У РНКсодержащих вирусов функция передачи информации принадлежит самой вирусной РНК.

Места синтеза вирусных компонентов в клетке у разных вирусов различны. У оспенных вирусов весь процесс протекает в цитоплазме, у аденовирусов — в ядре, в то время как ДНК герпетических вирусов синтезируется в ядре, а структурные белки в цитоплазме. Созревание всех вирусов, т. е. соединение нуклеиновой кислоты и белков, происходит в цитоплазме, очевидно, по типу кристаллизации.

Внешнюю оболочку вирусы приобретают при прохождении через различные клеточные мембраны. Свернутый в клубок нитевидный нуклеокапсид вируса гриппа и других микровирусов облекается оболочкой в момент прохождения через оболочку клетки. Герпетические вирусы приобретают оболочки при прохождении как сквозь ядерные, так и цитоплазматические мембраны.

В 1946 г. П. фон Магнус представил доказательства того, что при заражении куриных эмбрионов большой дозой вируса гриппа наряду с полноценными вирусными частицами возникали неполные, которые обладали гемагглютинирующей активностью, но не были инфекционны. Позже было установлено, что в неполных частицах резко редуцировано количество нуклеиновой кислоты. В дальнейшем неполные частицы были найдены в культурах многих вирусов. Причины их возникновения могут быть различны; механизм этого явления во многом остается еще неясным.

Были описаны различные формы взаимодействия вирусных частиц, находящихся в одной клетке. Г. Берри и Х. Дедрик (1936) наблюдали реактивацию гретого вируса миксомы, если его вводили кролику одновременно с инфекционным вирусом фибромы. Позже было установлено, что в этом случае активный вирус освобождает нуклеиновую кислоту гретого вируса из капсида, вследствие чего она приобретает способность функционировать. При генетической форме реактивации соединяются два или более поврежденных геномов одного вируса.

В 1953 г. Г. К. Херст и Т. Готлиб наблюдали фенотипическое смешивание двух штаммов вируса гриппа с образованием нестойких вариантов. В 1956 г. они описали рекомбинацию двух гриппозных штаммов с появлением генетически стойких вариантов со свойствами обоих родителей. В 1964 г. У. П. Рау и С. Г. Баум, а также Р. Хьюбнер с сотрудниками обнаружили образование гибридов между неродственными вирусами — аденовирусом человека и вакуолизирующим вирусом обезьян.

Комплементация у вирусов животных наблюдается при размножении дефектных штаммов вируса саркомы Рауса кур, которые приобретают капсид лишь при помощи некоторых других представителей группы лейковирусов (Х. Ханафуза и сотр., 1963). Адено-ассоциированные вирусы, относящиеся к парвовирусам, нуждаются для своей репликации в «помощнике» из иной группы — аденовирусе.

Упомянутое выше цитопатическое действие вируса представляет собой гибель инфицированных клеток вследствие резкого нарушения метаболизма. Далее было установлено, что некоторые вирусы, например возбудитель лимфоцитарного хориоменингита, могут размножаться в клетках без нарушения их структуры.

Принципиально отличной формой взаимодействия вирусов и клеток является трансформация клеток, связанная с онкогенной активностью вирусов. Еще в 1908 г. В. Эллерман и О. Банг установили, что висцеральный лимфоматоз кур можно пассировать бесклеточным материалом. В 1911 г. П. Раус перевил саркому кур бесклеточным фильтратом. В 1936 г. Дж. Битнер открыл вирус рака молочных желез мышей. Большое значение для изучения онкогенных вирусов имела описанная Р. А. Мене-

кером и В. Гроупом (1956) трансформация культуры фибробластов куриного эмбриона под действием вируса саркомы Рауса, когда они приобрели способность к непрерывному росту и делению, как при опухолевом процессе в организме. Затем способность вызывать трансформацию клеток *in vitro* была обнаружена также у ДНКсодержащих онкогенных вирусов — полиомы, SV<sub>40</sub> обезьян, аденовирусов.

Все онкогенные РНКсодержащие вирусы относятся к одной группе — лейковирусам, в то время как ДНКсодержащие — к различным группам — оспенным вирусам, папова, аденовирусам и герпетическим. Общим свойством обеих групп является способность интегрировать свой геном в геном клетки, вследствие чего она приобретает способность к неограниченному росту. Эта концепция была выдвинута Р. Дюльбекко (1960) и Л. А. Зильбером (1961). Было установлено, что трансформированные ДНКсодержащими вирусами клетки содержат часть вирусного генома, синтезируют вирусспецифический трансплантационный антиген, но не продуцируют вирусных частиц (исключение составляют оспенные вирусы). В отношении РНКсодержащих вирусов Х. Темин высказал в 1964 г. предположение (вскоре оно получило подтверждение), что они включают в клеточный геном не РНК, а образованную комплементарную двуспиральную ДНК. У всех лейковирусов был обнаружен необходимый для этого фермент — РНК-зависимая ДНК-полимераза (ревертаза) (Г. Темин, С. Мицетани, 1970). Следует отметить, что большинство онкогенных вирусов могут функционировать и как инфекционные, вызывая дегенерацию клеток.

Одной из реакций клетки на внедрение вируса является выработка резистентности к заражению другим вирусом (явление интерференции). В 1935 г. М. Хоскинс сообщил о взаимном подавляющем действии нейтропного и висцеротропного штаммов вируса лихорадки в опытах на обезьянах, а Ф. Маграсси — двух различных штаммов вируса герпеса простого при введении кроликам. Вскоре интерференция была выявлена и между неродственными вирусами, если опыты ставились с куриными эмбрионами или клеточными культурами. Далее было установлено, что резистентность клетки может вызвать не только живой, но и инактивированный вирус. В большинстве случаев интерференция оказалась связанной с синтезом клеткой особого белка — интерферона, открытого А. Айзаксом и Дж. Линденманном в 1957 г. Интерферон обуславливает невосприимчивость клетки к различным вирусам и отличается видоспецифичностью (так, куриный интерферон защищает только куриные клетки).

Надежды использовать интерферон для лечения вирусных заболеваний не оправдались, хотя он и может применяться как профилактическое средство. Большое значение имеет стимуляция синтеза организмом собственного интерферона; индукторами могут служить определенные химические соединения, например двутиазные РНК.

Наиболее эффективным методом борьбы с вирусными инфекциями остается активная иммунизация. Предложенная Э. Дженнером в 1796 г. вакцина против оспы является одним из лучших противовирусных препаратов. Задолго до открытия вирусов была также разработана Л. Пастером вакцина против бешенства. Очень эффективным препаратом оказалась вакцина против желтой лихорадки, разработанная в 30-е годы XX в. Все эти вакцины готовятся из живого ослабленного вируса.

Большое значение в борьбе с полиомиелитом сыграли разработанная Дж. Солком в начале 50-х годов убитая вакцина, а затем и живые вакцины (Х. Копровский, 1952; А. Сэбин, 1957). Массовое распространение

получила также вакцина против кори. Очень сложным оказалось создание эффективной вакцины против гриппа вследствие перманентной изменчивости циркулирующих в природе вирусов («антигенный дрейф»).

Химиотерапия вирусных инфекций достигла некоторых успехов лишь в последнее десятилетие. Так, 1-адамantanамингидрохлорид действует на первые стадии репродукции вирусов гриппа, парагриппа и краснухи. При оспенном и герпетическом поражении роговицы используют 2-под-2'-дезоксисуридин, блокирующий синтез вирусной ДНК. Метисазон (из группы теосемикарбазонов) оказался весьма эффективным в отношении оспенной инфекции, подавляя синтез структурных белков вируса.

\* \* \*

Вирусные заболевания обнаружены практически у всех живых существ — млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, земноводных, насекомых, растений, бактерий, микоплазм и др. Хотя первая вакцина против вирусного заболевания — оспы — была предложена еще в XVIII в. Дженнером, а вакцина против бешенства разработана в XIX в. Пастером, основоположником вирусологии по праву считается Ивановский, установивший в 1892 г., что возбудитель табачной мозаики проходит через фильтры, задерживающие бактерии, т. е. имеет очень малые размеры. В 1898 г. М. В. Бейеринк показал, что размножение этого агента начинается лишь после его внедрения в цитоплазму клеток растения.

В течение последующих трех десятилетий был открыт целый ряд вирусов животных и человека, разработаны методы их культивирования в организме животных и в куриных эмбрионах. В 1935 г. У. Стенли очистил и получил в кристаллическом виде ВТМ. Было доказано, что он является нуклеопротеидом.

Изучение вирусов показало, что они представляют собой совершенно особую форму органической материи и отличаются как от животных, так и от растений. Поскольку вирусы относятся к наиболее просто организованным организмам, они были использованы в качестве модели для решения ряда фундаментальных проблем биологии. Самые крупные открытия были сделаны при изучении бактериофагов, впервые описанных в 1915 г. Ф. Туортом. Разработанный Э. Эллисом и М. Дельбрюком метод одиночного цикла размножения фагов лег в основу количественных методов их исследования.

В 1948—1949 гг. А. Херши и Р. Ротман построили первую генетическую карту фага Т2. Открытие трансдукции — способности фага переносить генетическую информацию от одной бактерии к другой — позволило составить генетические карты бактерий. В 1952 г. А. Херши и М. Чейз показали, что для репродукции фага достаточно проникновения в бактериальную клетку его ДНК, которая является носителем генетической информации. В 1956 г. А. Гирер и Г. Шрамм, а также Х. Френкель-Конрат установили, что в РНКсодержащего ВТМ генетические функции несет РНК. Оказалось, что в вирусных нуклеиновых кислотах содержится информация как собственной репликации, так и синтеза белков капсида. Дальнейшее изучение фагов позволило Ф. Крику (1953) раскрыть генетический код. С возникновением молекулярной биологии вирусология стала ее составной частью, поскольку вирусы представляют собой субклеточные объекты макромолекулярного уровня.

Многие методы работы с фагами и возникшие при этом концепции были затем использованы для изучения вирусов растений и животных.

Особенно важное значение для работы с вирусами животных и человека имел предложенный Дж. Эндерсом (1949) способ их выращивания в однослойных клеточных культурах, а также метод точного количественного определения инфекционных вирусных частиц, разработанный Р. Дюльбекко и М. Фогт. Изучение структуры вирусов показало, что все они построены по общему принципиальному плану и состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) в одно- или двухцепочечной форме и окружающей ее протеиновой оболочки из отдельных субъединиц; последние расположены по спирали или образуют правильный многогранник. Наиболее сложное строение имеют фаги, состоящие из головки и отростка с чехлом и нитями. Вирусы растений представляют собой образования палочковидной или сферической формы. Вирусы животных и человека обладают сферической или близкой к ней формой. Некоторые из них снабжены внешней оболочкой, состоящей из белков, углеводов и иногда липоидов.

Изучение процессов взаимодействия вирусов и клеток показало, что чаще всего вирус вызывает инфекционный процесс, приводящий к гибели клетки. Реже размножение вируса в клетке происходит без нарушения ее структуры. Своеобразной оказалась форма взаимодействия с клеткой у вирусов, обладающих онкогенной активностью. ДНКсодержащие онкогенные вирусы внедряют в геном клетки часть своего генома, а РНКсодержащие — образованную при помощи особого фермента — обратной транскриптазы — комплементарную своей РНК двуцепочечную ДНК. Это приводит к опухолевой трансформации клетки: она приобретает способность к непрерывному росту и делению.

После того как было установлено единообразие структуры и функции всех вирусов, оказалось возможным разработать их рациональную классификацию. В ее основу были положены физико-химические свойства вирусных частиц — их размеры, вид входящей в их состав нуклеиновой кислоты, число структурных субъединиц в капсиде, тип симметрии капсида (спиральный, кубический или комплексный), наличие или отсутствие внешней оболочки, место ее формирования (у ядерной, интерцитоплазматических или поверхностной мембран клетки), наличие или отсутствие в ее составе липоидов. В соответствии с этой классификацией производится идентификация вновь выделенных вирусов — определение их родовой и видовой принадлежности.

## Глава 26. ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

У организмов, размножающихся половым путем, развитие индивидуума начинается с процесса оплодотворения — слияния яйца со сперматозоидом. Биологический смысл оплодотворения двойкий: 1) активация яйца — воздействие на него сперматозоида, пускающее в ход начальные процессы развития, дробление яйца; 2) кариогамия, т. е. соединение в яйце носителей наследственной информации отцовского и материнского организмов, содержащейся в хромосомах сперматозоида и яйца. Кроме того, в отдельных случаях внедрение сперматозоида вызывает изменение топографии цитоплазматических компонентов яйца, обеспечивающее возникновение гетерогенности его строения или изменение исходной гетерогенности, чем определяется расположение передне-задней и спинно-брюшной осей будущего зародыша, а также появление структур, взаимодействие которых детерминирует последующую дифференцировку.

В изучении различных сторон единого процесса оплодотворения приняли участие цитологи, биофизики, биохимики (а впоследствии и представители молекулярной биологии), эмбриологи и генетики.

После того как Ф. Лилли и Ж. Лёб в первом десятилетии XX в. обнаружили в яйцах и сперматозоидах существование веществ, оказывающих влияние на гаметы того же или противоположного пола, эти вещества детально изучались, однако и до настоящего времени их значение для процессов оплодотворения окончательно не установлено. Вслед за Лилли А. Тайлер (1948) продолжал называть вещество яйца, стимулирующее подвижность сперматозоидов, фертилизином, а М. Гартман — гиногамон I; вещество, вызывающее агглютинацию сперматозоидов, Гартман называл гиногамон II. В свою очередь, в сперме было обнаружено вещество, подавляющее движение сперматозоидов, — андрогамон I (Гартман), а также андрогамон II, препятствующий действию агглютинирующего агента. В монографии А. С. Гинзбург (1968) отмечено, что роль агглютинирующего сперматозоиды агента не подтвердилась; не прав оказался и Гартман, утверждавший, что при оплодотворении играет роль взаимодействие андро- и гиногамонов. По мнению Гинзбург, эти вещества имеют лишь вспомогательное значение, облегчая встречу и соединение гамет. Агглютинину, содержащемуся в яйцах иглокожих и рыб, она приписывает роль защиты от проникновения сверхчисленных спермиев.

### Активация яйца

В 70-х годах XIX в. еще не отличали активацию яйца от кариогамии (О. Гервиг, 1875), так как считалось, что именно слияние пронуклеусов (ядер мужской и женской гаметы) и является причиной дробления яйца. Т. Бовери, основываясь на цитологических наблюдениях, возражал против такого понимания источника активации; соображения Бовери подтвердились прежде всего фактами естественного и вызванного экспери-



ментально партеногенеза (развития яйца без оплодотворения), когда активация яйца осуществляется без участия сперматозоида, т. е. независимо от кариогамии, а также возможностью оплодотворения и последующего развития безъядерных фрагментов яйца (О. и Р. Гертвиги, 1887; И. Делаж, 1901).

Исходя из этих соображений, Бовери выдвинул теорию, согласно которой яйцо побуждает к дроблению вносимая сперматозоидом центросома. По мнению Бовери, яйцо содержит все структурные компоненты, необходимые для начала дробления, кроме центросомы, а сперматозоид, в котором имеется центросома, лишен цитоплазмы, которая могла бы реагировать на наличие центросомы образованием акроматической фигуры деления. Иными словами, яйцо и сперматозоид взаимно дополняют друг друга, и после их соединения образуется система, способная к осуществлению начальных процессов эмбрионального развития.

Встреча сперматозоидов с яйцом обеспечивается анатомическими (при внутреннем оплодотворении) или экологическими условиями — выбрасыванием сперматозоидов в воду поблизости от отложенных яиц. Длительно дискутировался вопрос, существует ли у сперматозоидов хемотаксис по отношению к выделяемым из яйца веществам. Хотя и было показано (Ф. Лилли), что сперматозоиды морского ежа собираются вокруг капель вытяжки из яиц, это не исключало предположения, что скопление сперматозоидов возле яйца осуществляется по принципу «физиологической западни», т. е. что они наталкиваются на яйцо случайно и удерживаются около него в силу физико-химических условий, препятствующих их удалению от яйца. Роль физиологической западни приписывали фертилизину — гипотетическому веществу из студенистой оболочки яйца (Ф. Лилли, 1924), вызывающему агглютинацию сперматозоидов.

В раннем периоде изучения явлений активации яйца попытки выяснить основные компоненты этого сложного процесса страдали одностронностью. Из комплекса относящихся сюда явлений вычленили отдельные частные моменты и приписывали им ответственность за всю совокупность событий, разыгрывающихся в течение начальных этапов оплодотворения. Эти соображения справедливы, в частности, в отношении классических работ американского зоолога Лёба, пытавшегося выяснить смысл явлений активации во время нормального оплодотворения, исходя из наблюдений над искусственной активацией неоплодотворенного яйца, т. е. при помощи искусственного партеногенеза. После того как было установлено, что дробление неоплодотворенных яиц может быть пущено в ход различными агентами — термическими, электрическими или механическими раздражениями (в том числе уколом), действием гипертонических растворов, жирных кислот (в частности, масляной кислоты) и т. п., выяснилось, что в большинстве случаев эти воздействия приводят к нарушению нормального хода развития, которое рано или поздно останавливается. Все эти агенты вызывают лизис поверхностного слоя яйца за счет освобождающихся протеолитических ферментов и стимуляции окислительных процессов. Лёб показал, что вызванные при этом нарушения нормального состояния яйца могут быть устранены, если яйца морского ежа вслед за воздействием масляной кислотой поместить на некоторое время в гипертоническую морскую воду. По аналогии с наблюдениями, сделанными на искусственно активированных яйцах, Лёб предположил, что и в норме активация начинается с лизиса кортикального слоя яйца и стимуляции его дыхания, за чем следует нормализация нарушенного состояния яйца пока еще неизвестным фактором.

Французский эмбриолог Э. Батайон (1910) видел смысл активации яйца при оплодотворении в том, что накапливающиеся в неоплодотворенном яйце токсические продукты обмена веществ удаляются из него в перивителлиновое пространство, возникающее после оплодотворения. Эта детоксикация яйца и служит, по мнению Батайона, стимулом к дроблению.

Исходя из аналогии с агглютинацией эритроцитов, являющейся реакцией между антигеном и антителом, Лилли высказал предположение, что взаимодействие между яйцом и сперматозоидом при оплодотворении также относится к числу иммунологических процессов и заключается в реакции фертилизина яйца с антифертилизином сперматозоида. А. Дальк (1928) справедливо заметил, что теория Лилли в лучшем случае может объяснить только начальный момент оплодотворения.

Американский цитолог Л. Гейлбрун (1956) пытался сопоставить явления оплодотворения и свертывания крови. Исходя из факта освобождения кальция, Гейлбрун сделал вывод, что желатинизирование цитоплазмы в активированном яйце имеет то же значение, что и в плазме крови во время коагуляции.

Автор современной сводки по биохимической эмбриологии бельгиец Ж. Браше (1960) не без основания утверждает, что ни одна из теорий оплодотворения, принимающих частные стороны этого явления за его подлинную сущность, не вскрывает последней. Для этого необходимы новые исследования, распространяющиеся как вширь (с охватом возможно большего числа различных объектов), так и вглубь, позволяющие учесть стороны явления в их взаимной связи.

Активацию яйца в ответ на проникновение сперматозоида связывают с процессами, изменяющими строение кортикального слоя яйца. В свое время эту идею высказал Ж. Лёб (1913); она получила подтверждение в новейших исследованиях. Изменения поверхностной структуры яйца выражаются в выделении содержимого кортикальных гранул, что является отражением зрительно невоспринимаемого импульса активации, который начинается локально, в месте контакта с акросомной нитью сперматозоида, и распространяется по поверхности яйца; скорость распространения этого импульса для яиц осетровых рыб определила Т. А. Детлаф (1961). Детально изучены физико-химические характеристики кортикальной реакции — разыгрывающиеся в кортикальном слое биоэлектрические явления, изменения его проницаемости для различных веществ, его коллоидной структуры, оптических свойств (изменение свечения в темном поле, двойное лучепреломление). Изучались также метаболические и структурные изменения в цитоплазме яйца, выражающиеся в нарушении исходного состава ее белков, ферментативной активности (содержания протеаз, липазы, щелочной фосфатазы), количества липопротеидов, мукополисахаридов и т. д.

Попытки выяснить природу активации яйца в процессе оплодотворения привели к важным сопоставлениям явлений в яйце с процессами, протекающими в мышцах при их сокращении. Для обеих этих систем характерны повышение теплопродукции, увеличение ионной проницаемости, наличие тока покоя, прохождение биоэлектрической волны, обратимая денатурация белков, участие медиаторов возбуждения, образование фосфатов и изменение сложных фосфорных эфиров, уменьшение содержания свободного калия и освобождение кальция, образование молочной кислоты и т. д. Обнаружена также аналогия между процессами, происходящими в кортикальном слое яйца во время активации, и явлениями возбуждения нерва.

Проникновение сперматозоида в яйцо осуществляется по-разному — иногда через специальные отверстия (микропиле) в оболочках, например у насекомых, головоногих моллюсков и некоторых рыб, или же в любой точке яйцевой поверхности. Внедрение сперматозоида в яйцо начинается с так называемой акросомной реакции, т. е. с выталкивания из акросомы (верхушечного тельца головки сперматозоида) длинной нити, проникающей в ооплазму в месте соприкосновения головки спермия с поверхностью яйца и вызывающей образование воспринимающего холмика (Л. Колвин и А. Колвин, 1949; Дж. Дэн, 1956). Впервые этот холмик прижизненно наблюдал Г. Фоль (1879), назвав его конусом притяжения. Акросомная реакция является условием, предпосылкой тех процессов, которые приводят к возникновению импульса активации и к проникновению сперматозоида в цитоплазму яйца. С акросомной реакцией связывали явления частичного растворения оболочки яйца под действием лизингов, выделяемых из акросомной гранулы, что было показано при помощи фазово-контрастного (С. Вада с соавторами, 1956) и электронного микроскопов (Р. Морикар и Г. Гийон, 1960). Само проникновение сперматозоида в цитоплазму яйца сначала объясняли фагоцитозом, т. е. активной деятельностью цитоплазмы при поглощении твердых частиц; электронномикроскопические исследования привели к предположению об участии в этом процессе пиноцитоза (Д. Сцоллози и Г. Рис, 1961). До сих пор механизм вхождения сперматозоида в яйцо продолжает оставаться не вполне выясненным. Установлено, что плазматические мембраны гамет в месте проникновения сперматозоида сливаются в единую поверхностную мембрану зиготы.

После погружения сперматозоида в цитоплазму яйца (у разных животных в нее входит только головка сперматозоида с участком шейки, содержащим центросому, или же целиком весь сперматозоид) головка (семенное ядро), поворачиваясь на  $180^\circ$ , начинает двигаться вглубь яйца и приближается к яйцевому ядру. Затем она или сливается с яйцевым ядром, или располагается в непосредственной близости от него.

Первоначально считали, что из центросомы образуется семенная звезда, делящаяся затем на две, образующие амфиастер митоза первого, дробления яйца. У одних животных (например, у морского ежа) по наблюдениям Э. Вильсона, мужской и женский пронуклеусы конъюгируют непосредственно после вхождения сперматозоида, вследствие чего различие в величине между мужским (маленьким) и женским (большим) пронуклеусом сохраняется вплоть до их слияния. У других животных (например, у аскариды и брюхоногих моллюсков, по данным Бовери) соединение пронуклеусов запаздывает; за это время семенное ядро увеличивается, приобретает пузырьковидную форму и становится неотличимым от яйцевого ядра. Еще до начала митоза первого деления дробления в обоих ядрах обособляются хромосомы, причем хромосомы мужского и женского ядер после растворения оболочки обоих ядер иногда располагаются обособленно. Даже во время первого митоза группы отцовских и материнских хромосом иногда остаются раздельными, как это имеет место, например, у циклопа (И. Рюккерт, 1895) или моллюска *Crepidula* (Э. Конклин, 1901).

Это явление, названное гономерией, представляет исключение, так как обычно отцовское и материнские хромосомы во время оплодотворения перемешиваются, причем гомологичные хромосомы, происходящие от отца и от матери, располагаются попарно.

В цитоплазме яйца пронуклеусы движутся, как правило, не непосредственно навстречу друг к другу. Яйцевое ядро до этой встречи проходит более или менее короткий путь, чем семенное. Последнее сначала перемещается более или менее радиально к центру яйца по так называемой тропе проникновения (не по направлению к яйцевому ядру, обычно располагающемуся эксцентрично); затем направление движения мужского пронуклеуса изменяется, но и теперь он перемещается по так называемой тропе копуляции не к женскому пронуклеусу, а к пункту, где они должны будут встретиться. Только с этого момента начинает двигаться по направлению к пункту встречи и яйцевое ядро. Эти явления впервые изучили на яйцах лягушки В. Ру (1887), а затем на яйцах морского ежа Э. Вильсон (1895). В дальнейшем описанные наблюдения были подтверждены и на других животных, в частности Э. Конклином (1905) на асцидии.

Вместе с семенным ядром в яйцо вносятся митохондрии и центросома. Ф. Мевес (1908, 1914), детально изучавший поведение митохондрий во время оплодотворения, длительное время отставив точку зрения, что они являются носителями наследственной информации; Мевес предполагал, что митохондрии (или, как он их называл, пластосомы) сперматозоида конъюгируют с митохондриями яйца. А. Д. Некрасов, подробно изложив наблюдения и выводы Мевеса, пришел к заключению, что «теория пластосом как носителей наследственности держалась только искусственной диалектикой Мевеса»<sup>1</sup>.

Судьба центросом сперматозоида была предметом длительной дискуссии. Наряду с мнением, согласно которому центросома оплодотворенного яйца происходит из шейки сперматозоида, на чем была основана упомянутая выше теория оплодотворения Бовери, высказывалось утверждение, что центросомы и связанные с ними ахроматические лучистые фигуры имеются и по соседству с яйцевым ядром и что они могут даже образовываться заново в цитоплазме оплодотворенного или искусственно активированного яйца (Ф. Лилли).

### **Оплодотворение и организация яйца**

Влияние проникающего сперматозоида на структуру яйца, от которой зависит положение первой борозды дробления, было изучено экспериментально. В. Ру (1887) применял локализованное осеменение яиц лягушки, нанося сперматозоиды на произвольный меридиан яйца при помощи шелковой нити или тонкой пипетки. Он установил, что плоскость первого дробления может проходить через любой меридиан яйца, в котором находится точка проникновения сперматозоида. В сущности этот опыт только наглядно подтвердил результаты прямого наблюдения, показывавшего, что борозда первого дробления в норме проходит вблизи места внедрения сперматозоида. Достоверность указанного наблюдения подтверждается тем, что сперматозоид, погружаясь в яйцо, увлекает за собой пигмент кортикального слоя и поэтому оставляет на своем пути в ооплазме окрашенный след. На срезах видно, что борозда первого дробления проходит через этот след или рядом с ним и параллельно ему.

Прохождение первой борозды дробления через место внедрения сперматозоида или поблизости от этой точки было показано и на многих дру-

<sup>1</sup> А. Д. Некрасов. Оплодотворение в животном царстве (История проблемы). М., 1930, стр. 242.

гих животных. Это особенно ясно в тех случаях, когда сперматозоид проникает через верхний полюс теллецитальных яиц (у птиц, рептилий и акулорыб) или через нижний полюс (у плоских червей, моллюсков, оболочников, ланцетника). Если же сперматозоид проникает не через полярную область яйца, то он оставляет след в виде долго сохраняющегося воспринимающего холмика (например, у морских ежей), и тогда можно видеть, что плоскость первого дробления проходит через этот холмик или рядом с ним. Имеет ли плоскость первого дробления непосредственное отношение к плоскости симметрии будущей личинки морского ежа, с достоверностью не выяснено. На других объектах этот вопрос получил однозначное решение. Так, Э. Джаст (1912), работая на яйцах полихеты *Nereis*, характеризующихся строгой детерминированностью дробления, показал, что, производя осеменение яиц в морской воде, содержащей взвесь туши, можно видеть передвижение окрашенных частиц и канал, через который проник в яйцо сперматозоид. Отчетливо видно, что плоскость первого дробления проходит через эту, окрашенную тушу, точку внедрения сперматозоида и делит яйцо на две неравные клетки, из которых большая ответственна за образование мезодермы и всего построхального отдела будущей личинки. Считается, что этот пример лучше всего демонстрирует зависимость сегрегации эмбрионального материала от местоположения плоскости первого дробления. Наоборот, для яиц хордовых, в частности круглоротых, осетровых рыб и амфибий, отчетливо показана независимость положения первой борозды дробления от места внедрения сперматозоида (П. Ансель, П. Вентанберже, 1948).

Структура яйца, выражающаяся в сегрегации материала будущих частей развивающегося зародыша, как правило, отсутствует до созревания и появляется только в связи с отделением полярных телец и оплодотворением. Какой из этих процессов определяет ооплазматическую сегрегацию, не всегда удается точно установить. Бовери (1901), изучая эмбриональное развитие морского ежа, показал, что в незрелом яйце пигмент расположен в кортикальном слое ооплазмы равномерно. После внедрения сперматозоида в полярную область яйца пигмент располагается в виде полосы, локализованной ниже экватора. Большая часть ооплазмы над пигментным поясом дает начало эктодерме; непигментированный участок ниже пигментного пояса — мезодерме, а из участка, содержащего пигмент, образуется энтодерма. Остается невыясненным, чем обусловлено появление различно окрашенных зон яйца — предшествующим отделением полярных телец или вхождением сперматозоида. Более отчетливые результаты получены на яйцах асцидии (Э. Конклин, 1905) и подтверждены тем же автором позднее на пресноводных легочных моллюсках. До созревания яйцо асцидии *Styela partita* почти гомогенно: оно содержит в центре желток, а на поверхности цитоплазму с желтым пигментом. Вслед за проникновением сперматозоида периферическая желтая ооплазма смещается к нижнему полюсу яйца, образуя там скопление в виде шапочки; затем этот материал (будущая мезодерма) вместе с прозрачной ооплазмой (будущая эктодерма) перемещается к заднему концу яйца, а цитоплазма, из которой впоследствии образуется энтодерма, хорда и нервная система, движется вперед и вниз и располагается в нижней части яйца. Из верхней зоны, как у морского ежа, образуется эктодерма, а участки, содержащие желтый пигмент, дают начало мезенхиме и мышцам хвоста личинки.

Сходным образом оплодотворение действует и на сегрегацию у моллюсков и кольчатых червей. В частности, у пиявок зоны яйца, пред-

назначенные для образования различных органов, делаются заметными только после оплодотворения. Э. Вильсон считает, что эта закономерность может быть распространена и за пределы названных типов животных. Например, у бесхвостых амфибий различие между светлым (вегетативным) и темным (анимальным) полушариями яйца существует до оплодотворения, тогда как серый серп — первый признак начинающейся дифференциации — появляется только после осеменения.

### Значение кариогамии

Э. ван Бенеден (1883) впервые на яйцах лошадиной аскариды установил, что каждый из пронуклеусов — мужской и женский — содержит гаплоидное число хромосом. Вильсон назвал это открытие законом ван Бенедена. Т. Бовери (1890) установил справедливость этого закона на морских ежах, червях, медузах и брюхоногих моллюсках, подсчитав количество хромосом в семенных и яйцевых пронуклеусах до их слияния.

Закон ван Бенедена подтверждается, кроме того, следующими фактами: число хромосом в зиготе и бластомерах, образовавшихся в результате ее деления, равно сумме числа хромосом, содержащихся в пронуклеусах; при скрещивании форм, обладающих неодинаковым числом хромосом, у гибридов число хромосом в зиготе равно сумме гаплоидных количеств хромосом родительских форм; при оплодотворении безъядерного фрагмента яйца и при развитии в результате искусственного партеногенеза сохраняется гаплоидное число хромосом: в диспермичных яйцах имеется триплоидный набор хромосом; при развитии после разрушения мужского (гиногенез) или женского (андрогенез) ядра число хромосом гаплоидное.

Было установлено, что нормальное (диплоидное) число хромосом после оплодотворения обеспечивается соединением яйцевого ядра только с одним семенным, что имеет место как при физиологической моноспермии, так и при физиологической полиспермии. В физиологически моноспермные яйца входит только один сперматозоид; в случае проникновения в моноспермные яйца сверхчисленных сперматозоидов и включения их в развитие зародыша последнее протекает ненормально и рано прерывается. Предотвращение полиспермии у физиологически моноспермных яиц обеспечивается кортикальной реакцией в ответ на вхождение в яйцо первого сперматозоида; следствием этой реакции становится непроницаемость кортикального слоя яйца для других сперматозоидов (Л. Ротшильд, 1958; Б. Хагстрём и И. Рунстрем, 1959; А. С. Гинзбург, 1968). В физиологически полиспермные яйца проникает несколько сперматозоидов, но в кариогамии участвует только один из них, а остальные элиминируются. Дегенерацию избыточных сперматозоидов связывают с влиянием каких-то веществ, диффундирующих из женского пронуклеуса или из головки сперматозоида, ближе всего находящегося к женскому ядру и уже переходящего в состояние мужского пронуклеуса.

Данные, добытые при изучении поведения ядерных структур в процессе оплодотворения, являются одной из основ хромосомной теории наследственности (см. главу 13). В пользу этой теории говорит также наблюдаемая в процессе кариогамии конъюгация гомологичных хромосом, а также факт сингамного (осуществляющегося в момент оплодотворения) определения пола; у млекопитающих, амфибий и двукрылых насекомых гетерозиготным по половой хромосоме является мужской пол, а гомозиготным — женский, у птиц и бабочек — наоборот.

Изучение явлений, происходящих во время оплодотворения, способствовало решению общих проблем цитологии, а также развитию цитологических основ эмбриологии и цитогенетики.

Современное изучение индивидуального развития, или, как теперь часто говорят, биологии развития, связано прежде всего с выяснением механизмов реализации наследственной информации, проводимым на всех уровнях биологической организации и, в первую очередь, на молекулярном уровне. Поскольку аппарат наследственности передает яйцу и каждой клетке зародыша всю генетическую информацию, а в каждом типе тканей и органов реализуется только ее небольшая часть, главной задачей сегодняшнего дня стало исследование механизма дифференциальной активности генов, т. е. того, как включаются и выключаются отдельные гены, характерные для каждого типа клеток (см. главы 23 и 24). Это направление, получившее также название молекулярной эмбриологии, пользуется сейчас наибольшим вниманием. Ему уделяется основное внимание и в настоящей главе.

### Развитие как реализация наследственной информации

В оплодотворенном яйце с известной условностью можно различать два компонента наследственной информации. Первым и основным носителем этой информации являются хромосомы женского ядра и сперматозоида, содержащие весь набор генов. Цитоплазматические структуры яйца, специально приспособленные для обеспечения процессов развития, особенно на ранних стадиях, можно рассматривать как второй компонент наследственной информации, но уже реализованной. Эти структуры образуются в ходе оогенеза за счет активности части генов материнского генотипа. Основную роль в этом процессе играет собственно ядро ооцита — зародышевый пузырек, но в образовании яйца принимают участие и другие клетки яичника (фолликулярные, питающие и т. д.). В рамках второго компонента можно выделить митохондриальный тип наследственной информации. В онтогенезе ему принадлежит, по-видимому, небольшая роль.

Наиболее убедительные результаты, дающие прямое доказательство ведущей роли ядра в развитии, были получены в опытах Б. Л. Астаурова (1957) по диплоидному андрогенезу и английского исследователя Дж. Гердона (1962) по трансплантации ядер. В первых из них женское ядро в яйцах шелкопряда *Bombux mori* инактивировалось нагреванием или рентгеновским облучением и оплодотворялось спермиями другого близкого вида *B. mandarina*. В ряде случаев два мужских пронуклеуса сливались, образуя диплоидное ядро, что приводило к развитию нормального потомства. По своим признакам оно целиком походило на отцовский вид. Цитоплазма яйца *B. mori* никаких видовых признаков, очевидно, не передает.

Гердон использовал два подвида африканской шпорцевой лягушки, отличавшиеся по размерам, окраске и другим признакам. В результате пересадки ядра из клетки бластулы одного подвида в энуклеированное яйцо другого подвида развивались нормальные головастики и лягушки, по всем своим признакам похожие на подвид, из которого брались ядра. И в этом случае подвидовые признаки целиком определялись ядром, а не цитоплазмой.

Надо, однако, сказать, что в этих, как и во всех других подобного рода опытах, могут быть использованы только очень близкие виды или подвиды, различающиеся по немногим и обычно второстепенным при-



знакам. Следовательно, только в отношении этих признаков и можно с уверенностью утверждать, что они передаются с ядром. В последние годы было показано, что некоторые цитоплазматические структуры — в первую очередь митохондрии, а у растений и хлоропласты — обладают собственной ДНК, т. е. собственным, обычно небольшим, наследственным аппаратом. Таким образом, описанные ранее редкие случаи цитоплазматической наследственности получили теперь материальную основу. Тем не менее количество генов, способных передаваться ДНК митохондрий, не превышает нескольких десятков, и они не могут, стало быть, играть сколь угодно существенной роли. Наследуемые различия, определяемые митохондриями и хлоропластами, установлены пока только у дрожжей и немногих растений.

Реализация генетической информации, т. е. активность определенных генов, синтез на них РНК, определяющей последующий синтез белка, начинается, как уже говорилось, с раннего оогенеза. В последние годы на яйцах амфибий, рыб и иглокожих были получены более детальные биохимические данные об этих процессах. В ядрах ранних ооцитов амфибий происходят два в известной степени независимых процесса. Первый из них получил название амплификации, или умножения генов (Д. Браун, Дж. Дэвид, 1968). Он касается ядрышковых организаторов хромосом, т. е. участков ДНК, на которых образуется ядрышко и происходит синтез рибосомной РНК.

В состав рибосом эукариот (организмов с обособленным ядром) входят три молекулы РНК, отличающиеся по молекулярному весу и константам седиментации и обозначаемые соответственно 26S, 18S и 5S. Участки ДНК, на которых происходит их синтез, можно обозначить через 26S-, 18S- и 5S-ДНК. Д. Браун и Э. Литтна (1964) показали, что 26S- и 18S-участки ДНК находятся в геноме лягушки вместе и, повторяясь приблизительно 450 раз, образуют ядрышковый организатор. 5S-ДНК представлена в геноме лягушки 25—30 тысячами идентичных участков (генов), которые, однако, рассеяны по всему геному (Д. Браун, Э. Литтна, 1966). В раннем оогенезе ДНК ядрышкового организатора многократно удваивается, и эти умноженные (амплифицированные) участки ДНК, содержащие по 450 генов (26S- и 18S-ДНК), отделяются от хромосомы и образуют в зародышевом пузырьке ооцита 1000—2000 дополнительных ядрышек, на которых происходит активный синтез рибосомальной РНК. Возникает вопрос — является ли амплификация рибосомальных генов единственным примером такого рода или и в других случаях активная функция генов может осуществляться за счет размножения участков ДНК.

Синтез 5S-ДНК происходит на соответствующих участках ДНК хромосом, которые не подвергаются амплификации. Так как большое число 5S-генов только частично компенсирует увеличение числа ядрышек, активность этих генов должна быть очень велика. Так в ходе оогенеза происходит накопление рибосомальной РНК и, соответственно, рибосом, которые лишь частично используются для синтеза белка в самом оогенезе, а в основном служат для обеспечения синтеза белка на ранних этапах эмбрионального развития.

Вторым процессом, происходящим в ядрах ранних ооцитов, является характерное преобразование хромосом — их удлинение и образование многочисленных выступающих петель, почему эти хромосомы получили название ламповых щеток. В это время на них происходит интенсивный синтез информационной РНК (иРНК), часть которой используется в са-

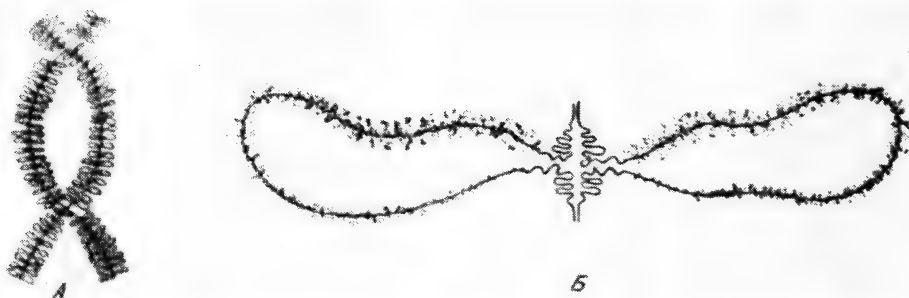


Схема хромосом типа «ламповых щеток» из ооцита тритона (по Голлу, 1958)

А — при малом увеличении; Б — при большом увеличении. Видны боковые выросты в форме ручки и спирализация хромоном

мом оогенезе как матрицы для синтеза белков. Большая же часть иРНК остается в зрелом яйце и служит матрицей белкового синтеза после оплодотворения. Таким образом, еще в оогенезе, часто за много месяцев до начала развития начинается реализация генетической информации, в ходе которой создается не только сама яйцеклетка, но и запас иРНК и рибосом, обеспечивающих синтез белков на ранних стадиях эмбрионального развития (Э. Давидсон, 1969). Тем самым возникают условия для того, чтобы самые ранние этапы развития — дробление яйца и образование бластулы — у многих животных (амфибии, рыбы, иглокожие) могли протекать без непосредственного участия ядер. Это было убедительно показано в опытах, когда ядра раннего зародыша инактивировались высокими дозами радиации или химическими агентами (аналоги иприта, актиномицин). Развитие таких яиц с инактивированными ядрами идет внешне вполне нормально до стадии поздней (амфибии, рыбы) или средней (морской еж) бластулы (А. А. Нейфах, 1961).

Реализация морфогенетической функции ядер, обеспечивающей дальнейшее развитие зародышей, т. е. синтез РНК, начинается на относительно поздних стадиях, специфичных для каждого вида РНК. Резкая интенсификация синтеза иРНК происходит у амфибий только на стадиях средней — поздней бластулы; позже, на стадии гастрюляции, начинается синтез транспортной РНК (тРНК) и еще позднее синтез рибосомной РНК. Синтез белка на вновь образованной иРНК осуществляется на более поздних стадиях, определяя еще более отдаленные фазы онтогенеза.

Биохимические исследования процессов реализации наследственности — синтеза РНК и белка — развернулись только в последнее десятилетие, совершенствуясь по мере развития соответствующих методов. Особенно важной и методически наиболее сложной оказывается сейчас качественная характеристика синтезирующихся иРНК.

До недавнего времени считалось, что наиболее перспективным в этом отношении является метод гибридизации РНК с ДНК, позволяющий сравнить характер иРНК, образующихся на разных стадиях. Сущность метода состоит в том, что меченая РНК может комплементарно соединяться только с теми участками одиночной нити ДНК, на которой она была синтезирована. В принципе этим методом можно различать РНК, синтезированную на разных генах. Однако в последнее время было показано, что этим методом определяются только те виды иРНК, которые син-

тезируются на многократно повторяющихся генах, составляющих около 50% всего генома. Функциональная роль повторяющихся генов [кроме генов, определяющих синтез рибосомных РНК (рРНК)] еще не ясна. С достоверностью пока известно лишь следующее: по мере развития происходит смена синтезирующихся иРНК, т. е. смена активно работающих генов; в разных частях зародыша функционируют разные гены, хотя некоторые гены активны во всех клетках; часть генов, активных в оогенезе, оказывается активной и во время эмбрионального развития.

### Тотипотентность ядер и их дифференцировка

В связи с уточнением знаний о механизмах митоза и развитием хромосомной теории наследственности стало очевидно, что идея А. Вейсмана о неравнонаследственных делениях ядер, во всяком случае в ее первоначальной трактовке, не соответствует действительности. Однако тот несомненный факт, что в дифференцированных клетках активна лишь часть генома, сделал возможным прочтение гипотезы Вейсмана в ином варианте: необратимо инактивирована большая часть генома, в результате чего активной остается лишь часть генов, специфичных для каждой ткани. Убедительные данные для решения этого вопроса были получены только после 1952 г., когда американские исследователи Р. Бриггс и Т. Кинг предложили метод пересадки ядер из клеток зародыша в яйцо лягушки, из которого извлекалось ядро. Эти опыты показали, что во всяком случае на стадии бластулы ядра еще не испытывают необратимых изменений: значительная часть пересаженных ядер обеспечивала нормальное развитие. Однако при переходе к более поздним стадиям и использовании ядер все более дифференцированных зачатков процент нормальных зародышей-трансплантантов прогрессивно уменьшался. Далее сами авторы метода установили, что большинство «неудачных» пересадок, приводивших к патологическому развитию, связано с хромосомными aberrациями, возникающими в пересаженных ядрах. Тем не менее Гердону, несколько модифицировавшему этот метод, удалось получить нормальных половозрелых лягушек из яиц, в которые были пересажены ядра из клеток кишечника питающегося головастика. И хотя процент таких удачных пересадок по-прежнему невелик, в принципе проблему можно считать решенной: ядра дифференцированных клеток сохраняют всю генетическую информацию, которая может быть реализована в соответствующих условиях. Причиной же неудачных экспериментов являются в основном трудности в пересадке неповрежденных ядер. Эта точка зрения принята сейчас большинством исследователей. Следует указать, однако, некоторые факты, противоречащие ей.

1. В ряде опытов Бриггса и Кинга были получены дефектные зародыши, в клетках которых не наблюдалось цитологически заметных хромосомных aberrаций.

2. Опыты по пересадке ядер из других тканей (не из кишечника головастика) и от головастика еще более поздних стадий не привели к успеху.

3. У отдельных видов (аскариды, некоторые насекомые), на ранних стадиях развития происходит закономерная потеря частей (диминуция) или целых хромосом (элиминация), которой избегают только клетки зародышевого пути, дающие начало половым клеткам. Обнаружены специальные цитоплазматические структуры, содержащие РНК и ответственные за сохранение целостности хромосом в будущих половых клетках

этих видов. Однако и у видов, для которых ни диминуция, ни элиминация хромосом не описаны (дрозофилы, амфибии), детерминация клеток зародышевого пути также происходит на очень ранних стадиях развития и определяется факторами цитоплазмы, содержащими РНК.

Таким образом, хотя в ядрах дифференцированных клеток сохраняется весь геном, его большая часть остается репрессированной; или правильнее сказать, что в ходе развития в полностью репрессированных ядрах (РНК не синтезируется) дерепрессируется часть генов, специфичных для данной ткани. Следовательно, ядра клеток разных тканей отличаются друг от друга, что и дает основание считать их дифференцированными.

Об этом свидетельствуют и биохимические данные. Опыты по гибридизации ДНК на ДНК и РНК на ДНК показали, что в то время как ДНК разных тканей совершенно тождественны друг другу, синтезирующаяся в них РНК в той или иной степени качественно различна. Однако сам факт дифференцировки ядер не требует таких строгих доказательств. Морфологические особенности ядер из разных тканей, различия в их размерах, форме, сродстве к красителям — все это достаточно хорошо иллюстрирует различия их функций. Некоторые примеры в этом отношении особенно показательны. Одним из таких примеров могут служить уже упоминавшиеся ламповые щетки ооцита. Точных данных о том, какая часть генов активна в этих хромосомах, пока еще нет (по-видимому, она близка к 3%). Но очевидно, что активны те гены, которые ответственны за синтез белков, необходимых для оогенеза и раннего развития. То обстоятельство, что одно ядро — зародышевый пузырек — вынуждено в этом случае обеспечивать очень большую клетку (в десятки, а иногда сотни тысяч раз большую, чем обычно), и привело к тому, что эти хромосомы так сильно специализированы. Характерно, однако, что эта, казалось бы, крайне узкая специализация полностью обратима — в конце созревания яйца хромосомы зародышевого пузырька преобразуются в обычные хромосомы женского ядра, несущие информацию для всего будущего зародыша и являющиеся звеном зародышевого пути.

Другим, еще более изученным примером ядерной дифференцировки являются гигантские политенные хромосомы слюнных желез личинок двукрылых насекомых. Их дифференцировка выражается в образовании характерных вздутий — пuffed, в которых происходит усиленный синтез и РНК. Локализация и порядок появления этих пuffed закономерно изменяются в ходе личиночного развития и зависят от тех же факторов, которые определяют развитие — в частности, гормонов липки и окукливания. На примере этих пuffed удастся наблюдать почти непосредственное влияние гормона окукливания — экдизона — на активность генов.

Доказательством дифференциальной активности генов в зависимости как от времени развития, так и от их локализации в зародыше служат многочисленные наблюдения над проявлением различных мутаций. Одни из них обнаруживаются уже на очень ранних стадиях, другие только во взрослом организме; одни затрагивают целые группы тканей, другие только единственный тип клеток. Таким образом, уже с самого начала функционирования ядер проявляется их дифференцировка, усиливающаяся в ходе развития.

Условно можно различать три группы генов. Первую составляют гены, функционирующие во всех клетках организма. Сюда относятся гены, ответственные за образование ферментов энергетического обмена, синтез макромолекул, образование общих для всех клеток структур и т. д. Ко



Хромосомный набор клеток слюнных желез хирономуса *Chironomus tentans* (по Биерману и Клеверу, 1964)

второй относятся гены, функционирующие в клетках ткани одного типа, например, те, которые определяют синтез миозина во всех мышечных тканях, коллагена во всех опорных тканях и т. д. В третью группу входят гены, специфичные для данного типа клеток. В ряде случаев это само собою очевидно. Так, синтез гемоглобина происходит только в эритроцитах и только в них активны соответствующие гены. Также специфичен синтез многих гормонов, трипсина, амилазы и т. д. Однако и внешне одинаковые клетки должны различаться по активности некоторых генов, если клетки эти находятся в разных органах. Например, форма хрящей позвонка отличается от формы хрящевого скелета пальцев потому, что в них активны гены, специфические для этих органов. Это убедительно доказывается, в частности, мутациями, изменяющими число пальцев. Следовательно, в образовании каждого хряща, каждой мышцы должны участвовать свои особые гены, определяющие форму только этого органа и функционирующие только в нем.

### Факторы дифференцировки

Проблема факторов, определяющих направление дифференцировки клеток, поставлена давно. Ее решение было основной задачей механики развития (см. главу 14). Тем не менее успехи в этой области еще не очень велики: выяснены факторы, определяющие лишь несколько десятков направлений из сотен дифференцировок, составляющих весь процесс развития. Еще меньше данных о химической природе этих факторов. Известные сегодня факторы дифференцировки можно разделить на несколько типов. Первым из них, действующим уже на самых ранних стадиях, следует назвать ооплазматическую сегрегацию.

Неоднородность цитоплазмы яйца у большинства видов обнаруживается еще в оогенезе и внешне выражается в неравномерном распределении желтка, пигмента, положении ядра и др. Эти различия создают одну анимально-вегетативную ось, обычно соответствующую передне-задней оси будущего зародыша. Однако у некоторых животных, например, асцидий,

неоплодотворенное яйцо совершенно изотропно, т. е. не имеет никаких видимых отличий, позволяющих определить полюса и оси. Если такое яйцо разрезать пополам в любой плоскости, то из каждой половины после ее оплодотворения разовьется по одному целому зародышу (один нормальный диплоидный из той половины, где окажется женское ядро, другой — гаплоидный). Основные процессы, определяющие разделение цитоплазмы яйца на зоны — ооплазматическую сегрегацию, происходит после оплодотворения перед первым делением дробления. У амфибий это выражается в появлении серого серпа — будущей мезодермальной области — и в обособлении эктодермальной зоны над серпом и энтодермальной под ним. У асцидий образуется несколько таких зон (5—6), у червей и моллюсков создается довольно сложная картина, образованная полярными плазмами и другими участками яйца, имеющими свои особенности. В ходе делений дробления клеточные стенки обособляют ооплазматические зоны друг от друга, как бы фиксируя их сегрегацию, а ядра клеток оказываются окруженными цитоплазмой, несколько отличающейся в разных частях бластулы. Предполагается, что именно эти отличия определяют различия дифференциальной активности генов в этих частях и тем самым направление дифференцировки.

Механизмы ооплазматической сегрегации почти неизвестны. Расположение некоторых ее элементов, например, распределение желтка, вначале определяется положением ооцита в яичнике, а затем удерживается силой тяжести, так как желточные гранулы тяжелее других компонентов яйца. Появление серого серпа после опытов А. Кертиса, пересадившего тонкий поверхностный слой яйца, связывают со структурой поверхности. Многочисленные опыты по центрифугированию яиц также показали, что искусственные перемещения компонентов цитоплазмы обычно обратимы и что наиболее жесткой структурой в яйце является его поверхностный слой — кортекс. Вместе с тем сами различия между зонами яйца, по-видимому, невелики; они могут легко смещаться, восстанавливая каким-то образом искусственно нарушенные количественные соотношения между ними. Так, если из яйца или бластулы лягушки удалить часть эктодермальной зоны, зародыш развивается вполне пропорциональным, хотя и соответственно меньшего размера. Еще более это заметно при разделении blastomeres: из каждого blastomera, если он содержит все три зоны (эктомезо- и энтодермальную), хотя бы и в нарушенных пропорциях, также образуется нормальный зародыш.

В пределах каждой из зон можно обнаружить некоторые количественные различия, также влияющие на судьбу клеток, получивших эту цитоплазму. Так, в зоне серого серпа можно выделить центральный участок, с которого начинается гаструляция и который дифференцируется в хорду и оказывает индуцирующее влияние на эктодерму. По сторонам от этой зоны располагаются участки серого серпа с несколько иными свойствами, которые впоследствии определяют дифференцировку мезодермальных производных.

Допускают, что в яйце морского ежа существует два противоположно направленных градиента — постепенные изменения свойств, идущие от анимального полюса к вегетативному и обратно. И хотя в нем вообще трудно различить обособленные зоны, а о природе ооплазматических различий почти ничего не известно, можно полагать, что последние состоят в различиях концентрации веществ, связанных со структурами цитоплазмы яйца, что и определяет их локализацию. Если действительно будет доказано, что различий в концентрации достаточно, чтобы направить диффе-

ренцировку по иному пути, это будет означать, что такие факторы морфогенеза малоспецифичны.

Вторым фактором дифференцировки является индукция — химическое влияние одного зачатка на другой. Примеров индукции сейчас известно довольно много, но ни в одном из случаев точная природа индуцирующего вещества не была установлена. Дольше и тщательнее других изучался механизм первичной индукции — образования нервной ткани воздействием зачатка хордо-мезодермы на эктодерму, причем установлено, что в этом случае индуцирующее влияние может быть осуществлено при помощи веществ, возможно, и близких по своей химической природе, но полученных из источников, весьма далеких от естественного индуктора (см. главу 14).

Недавно Г. Тидеман (1967) выделил из ткани цыпленка белок с молекулярным весом 25 000, обладающий индуцирующим действием на эктодерму лягушки. Весьма вероятно, что действующим началом других индукторов также являются белковые вещества той или иной природы. Можно полагать, что при индукции нервной системы активным оказывается целый класс веществ, имеющих, очевидно, что-то общее с тем естественным индуктором, который синтезируется в клетках зачатка хордо-мезодермы лягушки и действует на ее эктодерму. Биохимические исследования, проведенные различными исследователями за последние десять лет, позволили сделать вывод, что индукционные вещества могут обладать различной природой, а их специфичность не может быть особенно высокой. Раскрытие природы этих веществ и их роли в индукционных процессах — дело ближайшего будущего.

Другие факторы дифференцировки изучены значительно хуже, но и в этих случаях очевидна их невысокая специфичность. Так, по данным Г. В. Лопашева (1963), дифференцировка клеток зачатка глаза на сетчатку и пигментный эпителий может, по-видимому, определяться различными условиями обмена: распластанные клетки, обладающие возможностью свободного обмена со средой, дифференцируются в пигментный эпителий, клетки же, находящиеся внутри зачатка, — в сетчатку. Аналогичным образом на дифференцировку оказывают влияние также такие факторы, как концентрация клеток, наличие волокон коллагена и др.

Гормоны формально нельзя отнести к факторам дифференцировки. Равномерно распределяясь по организму, они сами по себе не могут увеличить дифференцированность, т. е. определить разные направления развития у одинаковых клеток. Выяснилось, однако, что гормоны оказывают свое влияние не на все ткани, а лишь на способные на них реагировать (так называемые органы-мишени), причем в одном организме могут оказаться ткани, по-разному отвечающие на действие одного гормона. Характер действия гормонов в принципе не отличается от действия других морфогенетических агентов: они также являются причиной перехода клеток к новым этапам развития посредством включения новых генов.

Природа гормонов, как правило, хорошо известна, и механизмы их действия могли бы служить хорошей моделью для изучения механизмов дифференцировки вообще. Однако даже в отношении гормонов нельзя, по-видимому, говорить о едином механизме, ибо сама природа этих веществ крайне разнообразна (от сложных белков до тироксина, имеющего достаточно простое строение). Изучение точек приложения действия гормонов также дало различные результаты. Для одних (белковых) в ряде случаев показано действие на поверхность клетки, для других (стероиды) — на клеточное ядро. Многие из них прямо или косвенно изменяют функции



клетки через хромосомный аппарат: их действие обычно сопровождается изменением характера синтеза иРНК.

Если непосредственное влияние факторов дифференцировки на ядра удалось обнаружить не во всех случаях, то зависимость ядра от цитоплазмы установлена сейчас достаточно хорошо. Это особенно четко показано в опытах Дж. Гердона (1968) по трансплантации ядер в ооцит или зрелое яйцо *Xenopus laevis*.

Из этих опытов следует, что синтез ДНК и начало или прекращение синтеза РНК однозначно определяется цитоплазмой.

### Механизмы дифференциальной активности генов

Таким образом, общая схема реализации наследственной информации кажется в принципе понятной; факторы дифференцировки вызывают дифференциальную активность генов, обуславливающую синтез специфических белков, которые и определяют свойства дифференцирующихся клеток. Одной из самых актуальных проблем оказывается проблема специфического включения генов.

Количество генов в геноме многоклеточных организмов велико, оно достигает порядка десятков и сотен тысяч (если судить по количеству ДНК, то число генов у высших организмов составляет несколько миллионов). В связи с этим выбор одного гена из ста тысяч других — уже достаточно сложная проблема.

Прежде всего каждый ген (или группа совместно включенных генов — оперон) должен иметь «индекс», по которому он опознается. Для ДНК единственным способом записи информации является порядок нуклеотидов, число которых в таких индексах должно быть не менее десяти. Для того чтобы отличить один индекс от другого, само вещество, которое отыскивает и включает тот или иной ген, должно быть достаточно сложным и нести соответствующее количество информации. По-видимому, это должен быть один класс веществ, способных отличать одну нуклеотидную последовательность от другой. Такими свойствами обладают только сложные белки. Поэтому весьма маловероятно, чтобы разнообразные и обычно не очень специфичные факторы дифференцировки действовали на гены непосредственно. Введение белка-посредника само по себе также еще не решает проблемы, так как количество информации, которое получает клетка от действия малоспецифичного фактора, недостаточно для того, чтобы включить нужные гены.

Основная заслуга в разработке схемы регуляции работы генов принадлежит французским микробиологам Ф. Жакобу и Ж. Моно<sup>1</sup> (см. главы 23 и 24). И хотя она выведена для бактерий, а у многоклеточных пока не описана, ее основные принципы, видимо, общи всему живому, подобно записи наследственной информации в ДНК.

В ходе развития идет прогрессивная дифференцировка, т. е. каждый более общий зачаток под локальным действием факторов дифференцировки делится на более частные зачатки. Каждая дифференцированная клетка проходит, таким образом, ряд последовательных этапов, входя в состав все более мелких зачатков и все более специализируясь.

Способность данной ткани к дифференцировке обозначается термином компетенция. Обычно клетки обладают множественной компетенцией, выбор которой определяется действием того или иного фактора дифферен-

<sup>1</sup> За разработку схемы дифференциальной активности генов Ф. Жакоб и Ж. Моно были удостоены в 1965 г. Нобелевской премии.

цировки. Один и тот же фактор, например, гормон, в тканях, обладающих разной компетенцией, вызывает совершенно разные дифференцировки. Состояние множественной компетенции, в соответствии со схемой Жакоба и Моно, можно представить как активность нескольких генов-регуляторов и наличие нескольких белков-дерепрессоров. В зависимости от того, какой эффектор действует на данную клетку, она включает ту или иную группу генов, определяющих следующий этап дифференцировки. Переход к новому этапу дифференцировки означает и появление новых компетенций, а это предполагает включение наряду со структурными генами и новых генов-регуляторов (старые при этом, очевидно, включаются).

Согласно схеме Жакоба и Моно, факторы дифференцировки в целом малоспецифичны, но они могут включить строго специфичные гены, если действуют в качестве эффектора на клетку, компетентную к этой дифференцировке. Действие одного из факторов означает реализацию одной из ранее predeterminedных возможностей развития. Дифференцированная клетка является, таким образом, продуктом ряда последовательных действий различных факторов дифференцировки, постепенно приводящих ее к достигнутому состоянию.

Такова в самом общем виде во многом пока гипотетическая схема развития с ее регуляцией на молекулярном уровне. Для окончательного выяснения механизма дифференциальной активности генов потребуются конкретные исследования как каждого из элементов схемы, так и ее общего соответствия действительности.

### **Последующие этапы реализации наследственной информации**

Хотя проблема дифференциальной активности генов является сейчас центральной в биологии развития, ее решение еще не означало бы, что познаны все механизмы развития. Активность специфических генов и синтез соответствующих иРНК являются только первым этапом реализации генетической информации, за которым следует синтез белка (см. главу 23).

Еще недавно считали, что синтез белка однозначно и целиком определяется появлением соответствующих матриц иРНК. Однако выяснилось, что это не так: для многих случаев было убедительно показано, что синтез белка при дифференцировке происходит иногда через значительный промежуток времени после синтеза РНК. Это особенно хорошо видно, когда синтез РНК прекращается — в таких, например, случаях, как эритропоэз, при котором синтез гемоглобина идет после завершения синтеза РНК и инактивации ядра. В самом раннем развитии, как уже говорилось, синтезы РНК отсутствуют, в то время как синтез белка достаточно активен. Наконец, такая сложная дифференцировка, как сперматогенез, также происходит при полной неактивности ядер, но при постоянном синтезе белков. Существенно, что в этом случае синтез белка не только закономерно распределен во времени и изменяется количественно, но, по-видимому, может изменяться и качественно, т. е. синтез одних белков сменяется синтезом других. Так, показано, что при сперматогенезе в конце дифференцировки начинается и завершается синтез специфических богатых аргинином гистонов, входящих в состав дезоксирибонуклеопротейда (ДНП) головки спермия.

Таким образом, установлено, что после образования иРНК на спе-

цифических генах синтез белка (трансляция) также регулируется в ходе дифференцировки по особой программе. Недавно был найден один из элементов механизма такой регуляции. Молекулы иРНК после синтеза, вероятно еще в ядре, образуют комплекс с особым белком и далее длительное время могут находиться в таком связанном состоянии, прежде чем войдут в состав полирибосом (или полисом, как их принято теперь именовать), на которых синтезируется белок. В цитоплазме эти комплексы были названы А. С. Спириным (1966) информосомами (см. также главу 23). О характере их функции пока ничего не известно; очевидно, однако, что их постепенное включение в процесс синтеза белка должно регулироваться особым образом. Совершенно неясными остаются также механизмы, определяющие последовательность синтеза разных белков, так как для этого необходимо, чтобы разные информосомы как-то отличались друг от друга и вовлекались в процесс трансляции в определенном порядке.

Синтез специфических белков еще не означает завершения процесса дифференцировки. Появление соответствующих белков-ферментов определяет лишь метаболические свойства клеток. Но дифференцированные клетки характеризуются также рядом морфологических свойств — формой, размерами, характером внутриклеточных структур, взаимодействием с окружающими клетками. Образование ряда внутриклеточных структур, таких, как миофибриллы, коллагеновые волокна и т. д., может быть сведено к синтезу соответствующих белков, хотя и в этих случаях образование надмолекулярной организации этих структур требует специального объяснения.

Сложнее образование таких клеточных органелл, как рибосомы и клеточные мембраны (см. также главы 10 и 23). В некоторых случаях известно, например, что формирование этих надмолекулярных структур происходит путем самосборки. Такие процессы описаны для рибосом (А. С. Спирин, Л. П. Гаврилова, 1968), некоторых элементов митохондриальных структур и клеточных мембран. Это означает, что белки, входящие в состав этих субклеточных структур, обладают не только способностью нести свою функциональную нагрузку, но и способностью к самосборке. Однако у некоторых органелл, например, митохондрий, самосборка не обнаружена. Наоборот, известно, что эти структуры делятся и растут. Эта способность митохондрий хорошо увязывается с их частичной автономностью — способностью к синтезу ДНК, РНК и белка. Однако механизм их удвоения и способы увеличения размеров до сих пор являются нерешенной проблемой.

Особенно существенным для понимания морфогенеза представляются межклеточные взаимодействия, определяющие взаимное расположение клеток и их закономерные перемещения в ходе развития. Поведение этих клеток может быть объяснено через свойства их клеточных мембран. Изменение состава белков, входящих в состав этих мембран, может рассматриваться как путь генетического контроля над морфогенезом. Имеются довольно убедительные данные о том, что именно свойства клеточных мембран определяют межклеточные взаимоотношения. Что же касается того, как белки модифицируют клеточную мембрану и каковы механизмы межклеточных контактов, то эти вопросы остаются еще совершенно открытыми.

\* \* \*

Обозревая будущее современной биологии развития, следует указать основные направления исследований на ближайшие годы. Первым направлением явится, безусловно, изучение механизмов регуляции функции ге-

нов (природа факторов дифференцировки, активирующих гены; механизмы непосредственного действия на хроматин; структура межгенных связей в ядре; природа генетической компетенции; системы, поддерживающие стабильность дифференцировки в ряду поколений клеток). Именно от этого направления можно ожидать наибольших результатов, так как в его русле работают сейчас десятки лабораторий во многих странах мира.

Вторым актуальным направлением является исследование механизмов клеточной дифференцировки на посттрансляционном уровне, т. е. процессов, посредством которых вновь синтезированные белки определяют форму, функцию и поведение клеток. Можно думать, что то внимание, которое уделяется таким образованиям, как микротрубочки и мембраны, обеспечит успех и этого направления.

Третьей и, вероятно, наиболее трудной проблемой биологии развития является проблема становления формы отдельных органов и всего организма. Достижения здесь пока еще очень невелики и недостаточно ясны те пути, на которых можно ожидать решения этой проблемы.

## Глава 27. ИЗУЧЕНИЕ БИОСФЕРЫ И ВОПРОСЫ ВОСПРОИЗВОДСТВА И ОХРАНЫ ЖИВОТНОГО И РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Современная научно-техническая революция внесла в развитие живой природы принципиально новые элементы. Создание атомной и водородной бомб, прогрессирующее загрязнение окружающей среды отходами промышленности, расширение площадей, занятых культурными биоценозами, делают все более очевидным, что масштабы человеческой деятельности быстро приближаются к масштабам природных процессов, изменяя их в неблагоприятную для человека сторону. Крайнюю остроту и актуальность проблема взаимных отношений человеческого общества и среды его жизни — биосферы — приобрела за последние 25—30 лет, прошедшие после окончания второй мировой войны. Этот период отмечается интенсивной разработкой представлений о структуре и эволюции биосферы как высшего уровня организации жизни на Земле.

Еще в 1940 г. В. И. Вернадский писал: «Человеческое общество все более выделяется по своему влиянию на среду... Это общество становится в биосфере... единственным в своем роде агентом, могущество которого растет с ходом времени со все увеличивающейся быстротой. Оно одно изменяет новым образом и с возрастающей быстротой структуру самых основ биосферы»<sup>1</sup>. Иначе говоря, человек всем ходом хозяйственной деятельности уже определяет направление эволюции биосферы, равным образом как и направление собственной биологической эволюции. Переживаемая нами научно-техническая революция неизбежно оказывается и революцией всей биосферы. Отсюда и актуальность разработки представлений о закономерностях ее развития.

### Изучение структуры и функции биосферы

В настоящее время биосферой называют область распространения жизни на Земле. Она включает совокупность всех организмов и их остатков, а также части литосферы, гидросферы и атмосферы, как населенные ныне живущими организмами, так и преобразованные их прошлой деятельностью. Первоначальное содержание термина отличалось от современного. Во Франции, например, до середины XIX в. биосферами называли гипотетические глобулы, якобы составляющие живую основу всех организмов.

Понятие биосферы как одной из оболочек Земли ввел в науку австрийский геолог Э. Зюсс<sup>2</sup>. После работ Зюсса возникло два представления о биосфере — биологическое и биогеохимическое. Сторонники первого определяют биосферу как совокупность организмов, населяющих Землю. Такого взгляда придерживались русские ученые Н. М. Сибирцев (1899), Д. Н. Анучин (1902) и П. И. Броунов (1910), французы Э. Леруа (1927), П. Тейяр де Шардэн (1940), английский философ Дж. Бернал

<sup>1</sup> В. И. Вернадский. Биогеохимические очерки. М., Изд-во АН СССР, 1940, стр. 47.

<sup>2</sup> E. Suess. Die Entstehung der Alpen. Vienna, 1875.

(1969). В первом издании Большой Советской Энциклопедии (1927) биосфера также определялась как «мир живых существ, населяющих Землю».

Развитие биогеохимических представлений о биосфере как области распространения жизни, включающей наряду с организмами и среду их обитания, началось с работ В. И. Вернадского. Впервые он употребил этот термин в докладе «О газовом обмене земной коры», прочитанном на II Менделеевском съезде в Петербурге 22 декабря 1911 г.<sup>1</sup> В 1915 г. началась активная деятельность Вернадского в комиссии по изучению естественных производительных сил России (КЕПС), а следующий, 1916 г. он сам назвал<sup>2</sup> годом начала непрерывных занятий биогеохимическими проблемами.

Таким образом, разработка теоретической концепции о биосфере была тесно связана с практической деятельностью Вернадского по выявлению естественных производительных сил России, приобретшей особую актуальность во время первой мировой войны. Важным этапом в развитии биогеохимических представлений о биосфере был выход в свет в 1926 г. монографии Вернадского «Биосфера»<sup>3</sup>. В этой книге, состоящей из двух очерков, впервые осуществлен синтез накопленных к тому времени геологических, химических и географических знаний о строении и закономерностях преобразования верхней оболочки Земли, видоизмененной и видоизменяемой живыми организмами.

Зачатки биогеохимических представлений о биосфере можно обнаружить у Б. Варениуса в его «Всеобщей географии» (1650), в высказываниях Х. Гюйгенса (1695), Ж. Бюффона (1749, 1780), Ф. Вик д'Азира (1786), в «Гидрогеологии» Ж. Б. Ламарка (1802) и, особенно, пятитомном сочинении А. Гумбольдта «Космос» (1848—1863). Гумбольдт осуществил весьма полный для своего времени синтез естественнонаучных знаний о Земле, приведший его к идее взаимосвязи всех природных процессов и явлений. Представление о закономерной связи между растениями, животными и минералами было развито в учении В. В. Докучаева о ландшафтно-географических зонах, охватывающих все элементы земной поверхности (1899). Созданное в 1927 г. Вернадским учение о роли организмов в геохимии земной коры — биогеохимия — явилось дальнейшим развитием этих идей Докучаева.

Разработкой биогеохимического учения о биосфере Вернадский занимался до конца своей жизни. В 1940 г. выходят получившие широкую известность «Биогеохимические очерки», в 1944 г. — статья «Несколько слов о ноосфере», в 1965 г. появилась его последняя, изданная посмертно, книга «Химическое строение биосферы Земли и ее окружение».

Биосфера, по Вернадскому, включает четыре основных компонента: живое вещество — совокупность живых организмов; биогенное вещество — создаваемое и перерабатываемое организмами (газы атмосферы, каменный уголь, битумы, известь и т. п.), косное вещество — образующееся без участия организмов (продукты тектонической деятельности, метеориты и пр.); биокосное вещество — результат совместной деятельности организмов и абиогенных процессов (вода, почва, кора выветривания).

Термины «живое вещество», «косное вещество», применявшиеся Вернадским и некоторыми его последователями, нельзя назвать удачными. В них отражены первоначальные неверные представления их автора о

<sup>1</sup> В. И. Вернадский. Избранные соч., т. V. М., Изд-во АН СССР, 1960, стр. 337—352.

<sup>2</sup> В. И. Вернадский. Биогеохимические очерки. М., 1940, стр. 5.

<sup>3</sup> В. И. Вернадский. Избранные соч., т. V. М., Изд-во АН СССР, 1960, стр. 7—102.



**ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ  
ВЕРНАДСКИЙ**  
(1863—1945)

принципиальном различии живого, способного к эволюции, и косного, чуждого развитию. Поэтому сейчас обычно пользуются другими выражениями: «совокупность организмов», «живой покров Земли» (В. Н. Беклемишев, 1964), «пленка жизни» (В. И. Вернадский, 1965), «биомасса Земли», «биотический круговорот», «биос». Вместо термина «косное вещество» говорят о «минеральных элементах», «неорганическом веществе», «абиогенном веществе».

Верхняя граница биосферы, по Вернадскому (1965), проходит на высоте 15—20 км, охватывая всю тропосферу и нижнюю часть стратосферы; снизу биосфера ограничена органическими отложениями на дне океанов (порой до глубины свыше 10 км) и глубиной проникновения в недра Земли организмов и воды в жидком состоянии. Бактерии, например, обнаружены при бурении в дельте Миссисипи на глубине, превышающей 7,5 км.

Самая существенная особенность биосферы — биогенная миграция атомов химических элементов, вызванная лучистой энергией Солнца и выражающаяся в процессах обмена веществ, росте и размножении организмов. Биогенная миграция атомов подчиняется двум биогеохимическим принципам (Вернадский, 1940): 1) стремится к максимальному проявлению; в итоге возникает то, что Вернадский назвал «всюдностью жизни»; 2) приводит к выживанию организмов, увеличивающих биогенную миграцию атомов биосферы. Формулировка второго биогеохимического принципа близка к высказываниям на аналогичную тему А. Лотки (1925)<sup>1</sup>, на монографию которого Вернадский неоднократно ссылается.

Биосфере присущи определенные биогеохимические функции: газовая, включающая биогенную миграцию газов в результате фотосинтеза и азот-

<sup>1</sup> A. Lotka. Elements of physical Biology. Baltimore, 1925.



фиксации; концентрационная, состоящая в аккумуляции живыми организмами химических элементов, рассеянных во внешней среде; окислительно-восстановительная, в частности, превращение веществ, содержащих атомы с переменной валентностью (железо, марганец и т. п.); биохимическая — процессы, протекающие в живых организмах. Биогеохимические функции биосферы, характеризующие ее как целостную систему, могут выполняться лишь совокупностью организмов разных видов — тем, что Вернадский назвал «разнородным живым веществом». Посредством этих функций осуществляется круговорот органического вещества на земной поверхности.

Согласно данным, приведенным Ф. Добжанским (1953)<sup>1</sup>, на Земле живет примерно миллион видов животных и более четверти миллиона видов растений. Первое место по видовому разнообразию среди животных занимают членистоногие, а среди последних насекомые. На долю насекомых приходится 75% от общего числа видов. Помимо учтенных видов насекомых на нашей планете, по-видимому, существует примерно столько же еще неучтенных; следовательно, действительный удельный вес этой группы организмов значительно превосходит 75%. За членистоногими идут моллюски. Позвоночные животные занимают третье место, не достигая 4% от общей численности видов, а млекопитающие составляют лишь десятую часть числа видов позвоночных. Больше 50% от общего числа видов позвоночных приходится на долю рыб. Следовательно, если у членистоногих наиболее интенсивное видообразование шло на суше (насекомые), у позвоночных животных возникновению большего видового разнообразия благоприятствовала водная среда.

Среди растений более 50% всех видов (150 000) приходится на долю покрытосеменных — наиболее поздно сформировавшейся группы высших, преимущественно сухопутных растений. Водоросли занимают четвертое место, уступая грибам и мхам. По численности видов они составляют меньше одной десятой от покрытосеменных.

Соотношение численности видов в современной биосфере, конечно, не случайно. Еще Ч. Дарвин обращал внимание на тесную взаимозависимость в развитии покрытосеменных и насекомых. Рекордные показатели их видового разнообразия — итог сопряженной эволюции. Среди млекопитающих наибольшим богатством видов отличаются грызуны (2500 из общего числа млекопитающих, составляющего 3500 видов); с одной стороны они связаны в своем развитии с покрытосеменными, с другой, находясь под постоянным прессом хищников из числа млекопитающих и птиц.

93% из общего числа видов представлено сухопутными животными, а на долю водных приходится только 7%. То же соотношение характерно для растений — 92% сухопутных и 8% водных<sup>2</sup>. Эти данные свидетельствуют о том, что суша представляла для видообразования больше возможностей, чем водная среда. Выход на сушу открыл широкие перспективы для дивергентной эволюции.

Процесс выхода организмов из воды на сушу носил выборочный характер. Не считая предков позвоночных, способными к жизни на суше оказались представители лишь 6 классов, принадлежащих по существу к трем типам животных. 60 классов, входящих в состав 18 типов, остались в море. Несмотря на этот факт, по численности видов наземные ор-

<sup>1</sup> *Th. Dobzhansky. Genetics and the origin of species. N. Y., 1953.*

<sup>2</sup> *К. М. Завадский. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968, стр. 16, 17.*

ганизмы обогнали морские. Кроме того, с выходом на сушу эволюция жизни пошла ускоренными темпами.

Несколько по-иному выглядит биосфера, если вместо численности видов обратить внимание на весовые характеристики (в тоннах сухого вещества) биомассы и продукции органического вещества. Ниже приведены данные, заимствованные из статьи Н. И. Базилевич, Л. Е. Родина и Н. Н. Розова<sup>1</sup>.

Континенты	Тонны	%
зеленые растения	$2,4 \cdot 10^{12}$	99,2
животные и микроорганизмы	$0,2 \cdot 10^{12}$	0,8
Итого	$2,42 \cdot 10^{12}$	100
Океан		
зеленые растения	$0,0002 \cdot 10^{12}$	6,3
животные и микроорганизмы	$0,003 \cdot 10^{12}$	93,7
Итого	$0,0032 \cdot 10^{12}$	100
Всего	$2,4232 \cdot 10^{12}$	

Сразу бросается в глаза, что на континентах преобладают растения, а в океане — животные. Поражает сравнительно низкая величина биомассы организмов океана — всего 0,13% от суммарной биомассы живых организмов планеты. И это несмотря на то, что поверхность океана занимает 70,2% от поверхности Земли. Таким образом, новейшие исследования (Л. А. Зенкевич, 1967; Ленинская премия, 1965; В. Г. Богоров, 1967; О. И. Кобленц-Мишке и др., 1968) не подтвердили широко распространенной точки зрения о большей насыщенности жизнью вод океана по сравнению с сушей. Из приведенных выше данных следует еще один важный вывод — живое вещество планеты в основном сосредоточено в зеленых растениях суши. Организмы, не способные к фотосинтезу, составляют менее 1%.

Эти цифры интересно сопоставить с приведенными ранее величинами, характеризующими видовое разнообразие животных и растений. Число видов растений составляет около 21% от общего числа учтенных видов организмов. На долю животных падает 79%, которые составляют менее 1% всей биомассы Земли! Перед нами пример, иллюстрирующий одну из фундаментальных закономерностей развития материи: более высокий уровень дифференциации сосредоточен в меньшем объеме, чем уровень менее дифференцированный.

### Биотический круговорот

Основу биосферы составляет круговорот органического вещества, осуществляющийся при участии всех населяющих ее организмов. Идея биотического круговорота была уже вполне ясно изложена в книге немецкого физиолога Я. Молешотта «Круговорот жизни» (1852), выдержавшей несколько изданий и в 1866 г. переведенной на русский язык. Благодаря биотическому круговороту возможно длительное существование и развитие жизни. В самом деле, на Земле запасы доступных минеральных элементов, необходимых для поддержания жизни, ограничены. Если бы они

<sup>1</sup> Н. И. Базилевич, Л. Е. Родин, Н. Н. Розов. Сколько весит живое вещество планеты? — Природа, 1971, № 1, 46—53.

только потреблялись, жизнь рано или поздно должна была бы прекратиться. «Единственный способ придать ограниченному количеству свойство бесконечного,— пишет В. Р. Вильямс,— это заставить его вращаться по замкнутой кривой»<sup>1</sup>. Жизнь использовала именно этот метод. «Зеленые растения создают органическое вещество, незеленые разрушают его. Из минеральных соединений, полученных от распада органического вещества, новые зеленые растения строят новое органическое вещество и так без конца»<sup>2</sup>. С этой точки зрения, каждый вид организмов представляет собой звено в биотическом круговороте. Используя в качестве средств существования тела или продукты распада одних организмов, он должен отдавать в среду то, что могут использовать другие. В этом отношении особенно велика роль микроорганизмов. Минерализуя органические остатки животных и растений, микроорганизмы превращают их в минеральные соли и простейшие органические соединения типа биогенных стимуляторов, снова и снова используемые зелеными растениями при синтезе нового органического вещества. С помощью микроорганизмов осуществляется естественная саморегуляция биосферы. Эту важнейшую роль микроорганизмов обеспечивают два их свойства — способность сравнительно быстро приспосабливаться к различным условиям и использовать в качестве источников углерода и энергии самые различные субстраты. Высшие организмы не обладают такими способностями. Поэтому они могут существовать лишь в качестве своеобразной надстройки на прочном фундаменте одноклеточных.

Согласно В. Р. Вильямсу, солнечная энергия вызывает на Земле два круговорота веществ — большой, или геологический, наиболее ярко проявляющийся в круговороте воды и циркуляции атмосферы, и малый, или биотический, обнаруживающийся в жизненном процессе. Малый биотический круговорот развивается на основе большого абиотического.

Поверхность Земли получает ежегодно от Солнца около  $5 \cdot 10^{20}$  ккал лучистой энергии. Примерно половина этой энергии тратится на испарение воды, приводя в движение большой круговорот; на создание органического вещества расходуется всего 0,1—0,2% солнечной энергии. Таким образом, энергия биотического круговорота ничтожно мала по сравнению с энергией, расходуемой на абиотические процессы. Но, будучи относительно небольшой, энергия, вовлеченная в биотический круговорот, производит в абсолютном выражении весьма значительную работу. Воспроизводимая ниже схема дает более точное представление о синтезе и деструкции органического вещества на нашей планете.

Н. И. Базилевич, Л. Е. Родин и Н. Н. Розов в цитированной выше статье приводят данные о первичной продукции органического вещества, полученные на основе детального определения годичной продукции растительной биомассы в различных термических поясах и биоклиматических областях. По их подсчетам, суммарная первичная продукция Земли составляет в год 232,5 млрд. т сухого органического вещества.

Ярким показателем масштабов биотического круговорота могут служить скорости оборота углекислоты, кислорода и воды. По подсчетам Е. Рабиновича<sup>3</sup> (1951), весь кислород атмосферы оборачивается через организмы примерно за 2 тыс. лет, углекислота совершает полный цикл за 300 лет, а вся вода океанов, морей и рек разлагается и восстанавливает-

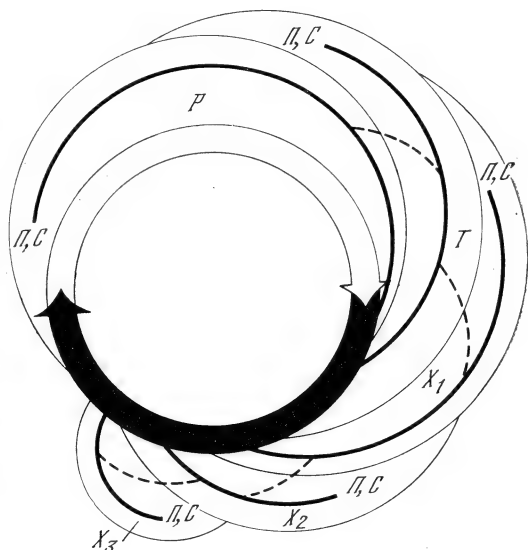
<sup>1</sup> В. Р. Вильямс. Агрономия.— Собрание соч., т. 10. М., Изд-во АН СССР, 1952, стр. 11.

<sup>2</sup> Там же.

<sup>3</sup> Е. Рабинович. Фотосинтез. М., ИЛ, 1951.

**Биотический круговорот**  
(по М. М. Камшилову, 1974)

Основа жизни — взаимодействие одноклеточных продуцентов и деструкторов. Внутреннее белое полукольцо — продуценты, черное полукольцо — деструкторы. На кольце одноклеточных развивается многоэтажная надстройка из многоклеточных: растения ( $P$ ), травоядные ( $T$ ), хищники различных порядков ( $X_1, X_2, X_3$ ); паразиты и сапрофиты ( $\Pi, C$ ) из одноклеточных и вирусов проникают во все «этажи» надстройки (пунктиром обозначены связи между сапрофитами и паразитами различных уровней). Организмы всех уровней поглощаются черным полукольцом одноклеточных деструкторов



ся в биотическом круговороте за 2 млн. лет. Иначе говоря, за время эволюции жизни не только углекислота и кислород, но и вся вода прошла через живое вещество планеты не одну тысячу раз.

## Организация биосферы

Современные представления об организации биосферы развились в результате синтеза фактических данных и теоретических представлений целого комплекса естественных наук. Географические исследования А. Гумбольдта (1848—1863), геологические обобщения Ч. Лайела (1830—1833) и, в особенности, Э. Зюсса (1875; 1883—1909) позволили создать начальные представления о структуре наружной оболочки Земли; Ф. Кларку (1908) принадлежит первая сводка по геохимии нашей планеты; с «Всеобщей морфологии организмов» Э. Геккеля (1866) начинается развитие экологии, внесшей важные идеи в проблему взаимоотношения организма и среды. Экологами разработаны такие научные понятия, как биоценоз (К. Мебиус, 1877), экосистема (А. Тенсли, 1923), биогеоценоз (В. Н. Сукачев, 1940), обозначающие отдельные структурные части биосферы. Большое значение в формировании экологических концепций сыграли работы английского биолога Ч. Элтона (1927)<sup>1</sup> и отечественных исследователей Г. Ф. Морозова (1912), Д. Н. Кашкарова (1938), В. Н. Сукачева (1940—1967)<sup>2</sup>.

В последнее время проблема структурной организации биосферы разрабатывается американским биологом Г. Э. Хатчинсоном (1965)<sup>3</sup>, совет-

<sup>1</sup> Ch. Elton. Animal ecology. London, 1927.

<sup>2</sup> В. Н. Сукачев. Развитие растительности как элемента географической среды в соотношении с развитием общества.— В сб. «О географической среде в лесном хозяйстве». Л., 1940, стр. 54—62; Биогеоценология и фитоценология.— Докл. АН СССР, 1945, 47, № 6, 447—449; Основные современные проблемы биоценологии.— Журн. общей биол., 1965, 26, № 3, 249—260; Структура биогеоценозов и их динамика.— В сб. «Структура и формы материи». М., «Наука», 1967, стр. 560—577.

<sup>3</sup> G. E. Hutchinson. The ecological theater and the evolutionary play. New Haven and London, 1965.

скими исследователями А. П. Виноградовым (1967)<sup>1</sup>, В. А. Ковдой (1971)<sup>2</sup>, А. И. Перельманом (1973)<sup>3</sup>.

В результате всех этих многочисленных и многоплановых исследований создавалось современное представление о биосфере. В самом крупном плане биосфера представляет собой единство живого и минеральных элементов, вовлеченных в сферу жизни. Существенная составная часть этого единства — биотический круговорот, основанный на взаимодействии организмов, создающих и разрушающих органическое вещество.

При более детальном рассмотрении нетрудно обнаружить гетерогенность биотического круговорота, его более древнюю часть, составленную из одноклеточных синтетиков и деструкторов, и сравнительно позднюю надстройку из многоклеточных организмов.

В различных природных условиях биосфера сформирована в виде относительно самостоятельных природных комплексов — экосистем, или биогеоценозов. Каждый биогеоценоз (или экосистема) представляет собой своеобразную модель биосферы в миниатюре. Он, как правило, включает фотосинтетиков — хлорофиллоносные растения, создающие органическое вещество, гетеротрофов, живущих на созданной автотрофами продукции, деструкторов, разрушающих органическое вещество тел растений и животных до минеральных элементов, а также субстрат с каким-то запасом минеральных элементов.

Ч. Элтон<sup>4</sup> обращает внимание на то, что разные биогеоценозы насыщены жизнью в разной степени. Как правило, бедны в видовом отношении биогеоценозы Крайнего Севера и пустынь, особенно богаты биогеоценозы дождевых тропических лесов.

Живая часть биогеоценоза — биоценоз — складывается из популяций организмов, принадлежащих к разным видам. Изучение разнообразных связей между организмами позволило установить, что их наличие приводит к тому, что биогеоценозы приобретают элементы целостности, устойчивости, относительной независимости в развитии. Это проявляется, в частности, в способности противостоять различным внешним воздействиям, что получило название гомеостаза, или буферности. В настоящее время имеются основания полагать, что между сложностью биоценоза и его способностью противостоять различным внешним влияниям существует прямая зависимость.

Поскольку каждый биогеоценоз включает все основные экологические группы организмов, он по своим потенциям равен биосфере. Это своего рода первичная ячейка эволюции. Биотический круговорот в пределах биогеоценоза, являющийся основой его длительного существования, — своеобразная модель биотического круговорота Земли. В силу этих особенностей каждый биогеоценоз в принципе в ходе эволюции способен распространяться на всю Землю. Этого не происходит лишь потому, что аналогичные потенции в большей или меньшей степени свойственны всем биогеоценозам. Соревнуясь между собой за вещество, энергию и пространство, они ограничивают экспансионистские тенденции друг друга. Устойчивость биосферы в целом, ее способность эволюционировать, в значительной мере определяется тем, что она представляет собой систему относительно независимых биогеоценозов.

<sup>1</sup> А. П. Виноградов. Введение в геохимию океана. М., «Наука», 1967.

<sup>2</sup> В. А. Ковда. Биосфера и человечество. — В сб. «Биосфера и ее ресурсы». М., «Наука», 1971.

<sup>3</sup> А. И. Перельман. Геохимия биосферы. М., «Наука», 1973.

<sup>4</sup> Ч. Элтон. Экология нашествий животных и растений. М., ИЛ, 1960.

## Происхождение биосферы

До работ Вернадского проблема происхождения биосферы не ставилась. Обсуждался более узкий вопрос: как возникли живые организмы. Обсуждение велось в трех направлениях. Представители одного говорили о вечности жизни. Согласно этой идее, жизнь на нашей планете никогда не зарождалась, а была занесена на Землю из глубин космоса, где она существует вечно. Таким образом, проблема возникновения жизни на Земле вообще снималась с повестки дня научного исследования. Представители другого направления допускали возможность абиогенеза, т. е. внезапного возникновения некоего протоорганизма из минеральных элементов. Существенный недостаток гипотез представителей этого направления — игнорирование истории становления жизни (см. также главу 22).

С работ Ф. Энгельса «*Анти-Дюринг*» (1877—1878) и «*Диалектика природы*» (70—80-е годы) в 70-х годах XIX в. началось развитие третьего направления — учения об эволюционном происхождении жизни. Об эволюционном происхождении жизни в речи на годичном собрании Британской ассоциации содействия развитию науки говорил в 1912 г. А. Шефер. Представления Шефера были весьма высоко оценены К. А. Тимирязевым (1912), также выступавшим в пользу эволюционной концепции становления жизни. Наконец, эволюционная идея была положена в основу теории возникновения жизни на Земле, разрабатываемой А. И. Опариным и его многочисленными сторонниками и последователями<sup>1</sup> (см. главу 22).

В основе возникновения и развития жизни на Земле, согласно всем трем концепциям, лежит принцип монофилии, т. е. возникновения всего разнообразия организмов от одной исходной формы. Несколько иначе представлял себе происхождение и развитие жизни на Земле Вернадский<sup>2</sup>. Вопрос о начале жизни на Земле, по Вернадскому, не может сводиться к вопросу о возникновении одного вида организмов. Этот вопрос следует решать в рамках проблемы происхождения биосферы.

В настоящее время эволюционный подход к проблеме происхождения жизни позволяет сочетать данные новейших исследований по проблеме возникновения жизни с идеями Вернадского о происхождении биосферы.

В соответствии с точкой зрения Вернадского на происхождение биосферы, крупные таксоны произошли не в итоге развития более мелких, а, наоборот, мелкие представляют собой продукт дифференциации крупных. Сначала возник круговорот органического вещества, в котором постепенно выделились отдельные виды организмов. Дивергенция выступает при этом как способ дифференциации биосферы. В отношении синтетиков и деструкторов постепенно встраиваются все новые и новые звенья. Дифференциация большой системы представляется как прогрессирующая интеграция ее элементов во все новые сгустки организации. Общее возникает раньше специального, а специальное развивается как прогрессирующая интеграция элементов общего.

Развитие биосферы осуществляется как результат разрешения противоречия между безграничной способностью к размножению, свойственной составляющим ее живым организмам, и ограниченностью материаль-

<sup>1</sup> А. И. Опарин. Возникновение жизни на Земле. (Изд. первое, 1924); Издание третье. М., Изд-во АН СССР, 1957; Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960.

<sup>2</sup> В. И. Вернадский. Биогеохимические очерки. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.

ных ресурсов, могущих быть использованными в каждый данный момент. Противоречие разрешается путем овладения новыми источниками вещества и энергии, а следовательно, и приобретения новой информации. При этом наследственная изменчивость выступает как необходимая предпосылка развития, а естественный отбор как механизм закрепления новой информации.

Благодаря способности к самовоспроизведению, живое, приспособляясь к новым условиям, все время выходит за пределы замкнутого цикла. Однако это приводит не к разрушению циклической структуры жизни, а к расширению биотического круговорота. Круг превращается в спираль. При этом повышается организованность жизни, возрастает запас внутренней информации, что открывает возможности для поглощения дополнительной информации. Освоение жизнью материальных источников неорганической среды становится все более полным. В этом и заключается прогресс жизни.

Направление эволюционных преобразований видов зависит от их положения в структуре биотического круговорота. Интегральная жизнедеятельность видов определяет особенности биосферы, которые, в свою очередь, обуславливают направление эволюционных преобразований отдельных видов <sup>1</sup>.

### **Нарушение биотического равновесия под влиянием деятельности человека**

Качественно новый этап в развитии биосферы наступил с возникновением человеческого общества. Сначала деятельность людей мало отличалась от деятельности других живых существ. Беря у биосферы средства к существованию, люди отдавали ей то, что могли использовать другие организмы. Универсальная способность микроорганизмов разрушать органическое вещество обеспечивала включение хозяйственной деятельности в биотический круговорот. В наши дни положение коренным образом изменилось. Продолжая брать у природы сырье, промышленность и сельское хозяйство вносят в нее вещества, не используемые живым населением планеты, а нередко и весьма ядовитые. Вода, воздух, почва загрязняются отходами промышленности, в частности, радиоактивными осадками и канцерогенными углеводородами, исчезают с лица Земли леса, истребляются дикие животные. В результате биотический круговорот становится незамкнутым. Растет число исследователей, предупреждающих о надвигающемся кризисе в отношениях между биосферой и человеческим обществом, кризисе, в результате которого биосфера может «наложить вето» на дальнейший прогресс цивилизации.

Проблема отрицательных сторон человеческой деятельности давно привлекает внимание вдумчивых исследователей. Ж. Бюффон <sup>2</sup> писал о росте могущества человека и о не всегда верном его использовании. Он видел моральную цель всякого стремящегося к прогрессу общества в заботе о жизни людей путем исключения войн, в производстве пищи и жилищных условий. Ж. Ламарк более полутора столетий тому назад (1820) писал: «Человек, ослепленный эгоизмом, становится недостаточно предусмотрительным даже в том, что касается его собственных интересов: вследствие

<sup>1</sup> М. М. Камшилов. Научно-технический прогресс и эволюция биосферы.— Вопросы философии, 1972, № 4, 69—77.

<sup>2</sup> J. Buffon. EPOCHEN der Natur, Bd. 2. St.-Petersburg, 1778, S. 173.



своей склонности извлекать наслаждения из всего, что находится в его распоряжении, одним словом — вследствие беззаботного отношения к будущему и равнодушия к себе подобным, он сам как бы способствует уничтожению средств к самосохранению и тем самым — истреблению своего вида. Ради минутной прихоти он уничтожает полезные растения, защищающие почву, что влечет за собой ее бесплодие и высыхание источников, вытесняет обитавших вблизи них животных, находивших здесь средства к существованию, так, что обширные пространства земли, некогда очень плодородные и густонаселенные разного рода живыми существами, превращаются в обнаженные, бесплодные и необитаемые пустыни. Подчиняясь своим страстям, не обращая внимания ни на какие указания опыта, он находится в состоянии постоянной войны с себе подобными, везде и под любым предлогом истребляя их, вследствие чего народности, весьма многочисленные в прошлом, мало-помалу исчезают с лица земли. Можно, пожалуй, сказать, что назначение человека как бы заключается в том, чтобы уничтожить свой род, предварительно сделав земной шар непригодным для обитания»<sup>1</sup>. Спустя 76 лет после выступления Ламарка Ф. Энгельс в известном фрагменте «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека»<sup>2</sup> снова подверг обсуждению проблему взаимных отношений человека и природы. Предостерегая от обольщения победами над природой, Энгельс писал о «мести природы» за неразумное к ней отношение. Он указал и причины подобного «неразумного» отношения: они вытекают из капиталистического способа производства, неизбежно приносящего заботу о будущем человечества в жертву погоне за прибылью.

Со времени написания Энгельсом этой статьи прошло почти 80 лет. Разрушение природы приняло за это время еще большие масштабы: «... положение ухудшается очень быстро, оно гораздо более опасно, чем это представляется большинству людей, особенно горожанам, вероятно, забывшим, в какой степени их жизнь зависит от природы и ее ресурсов», — говорит руководитель отдела естественных ресурсов при департаменте развития науки ЮНЕСКО М. Батисс<sup>3</sup>. Действительно, проблема взаимоотношений человека и природы выдвигается в качестве одной из самых актуальных из числа когда-либо стоящих перед человечеством. Появилось большое количество монографий, сборников и отдельных статей, в которых в той или иной форме рассматривается данный вопрос.

### **Воспроизводство и охрана животного и растительного мира**

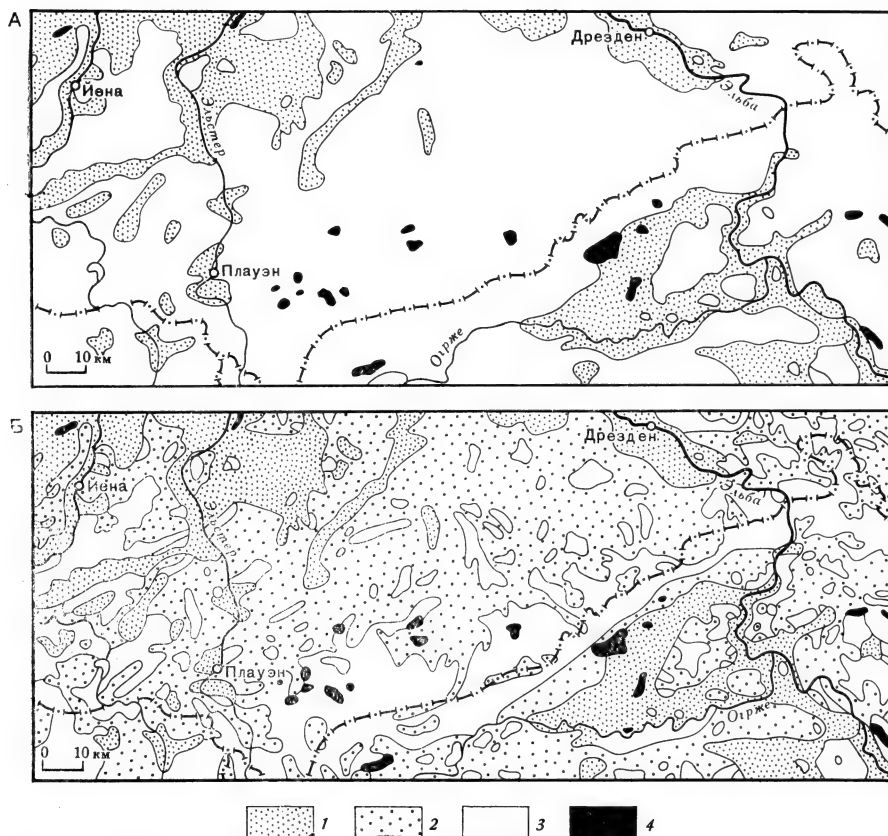
Воздействие современной научно-технической революции на воспроизводство животного и растительного мира планеты весьма многообразно. Положительное влияние выражается в выведении новых пород домашних животных и сортов сельскохозяйственных растений и создании культурных биогеноценозов, а также в выведении штаммов полезных микроорганизмов и развитии микробиологической промышленности; сюда же относится развитие прудового рыбного хозяйства и сознательная акклиматизация различных организмов в новых условиях обитания.

К числу отрицательных влияний относится нерегулируемый промысел морских рыб, млекопитающих, беспозвоночных, водорослей; изменение хи-

<sup>1</sup> Ж. Ламарк. Аналитическая система положительных знаний человека. — Избранные произведения, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 442.

<sup>2</sup> К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20.

<sup>3</sup> М. Батисс. Сохраним ли мы планету обитаемой? — Курьер ЮНЕСКО, январь 1969, № 145.



Один из примеров наступления на лес по Бауеру и Вайничке (1971)

Прежнее (А) и современное (Б) распределение леса в Саксонии: 1 — раннеисторически населенные территории; 2 — современные населенные территории; 3 — лес; 4 — болота

мического состава вод, воздуха, почвы в итоге распыления отходов промышленности, транспорта и сельскохозяйственного производства. На воспроизводство животных и растений оказывают воздействие нерегулируемый обмен фауной и флорой в результате прорытия каналов, зарегулирования рек, усиления транспортных связей между различными населенными пунктами; сознательное истребление некоторых видов организмов, оказавшихся сорняками или вредителями сельскохозяйственных культур, а также возникновение принципиально новой среды обитания в растущих городах. По этим путям идет в большинстве случаев не вполне осознаваемое воздействие цивилизации на воспроизводство животных, растений, микроорганизмов.

Искусственные биогеоценозы составляют достаточно емкую составную часть биосферы. Их развитие сопровождается наступлением на не вовлеченное в культуру живое население планеты. Наиболее отчетливо это обнаруживается в отношении лесных массивов — многокомпонентных биологических систем, отличающихся большой продуктивностью и высокой регуляторной способностью.

В настоящее время лесом покрыта примерно треть суши (без Антарктиды). В доисторические времена лесом было занято не менее 70% су-

ши<sup>1</sup>. Особенно пострадал лес в районах древней культуры. Оголение горных склонов Ливана началось 5000 лет тому назад, когда по приказу царя Соломона 80 000 египетских дровосеков вырубili для строительства дворца и храмов гигантские ливанские кедры. Густые леса Далмации начали интенсивно уничтожать при создании римского флота, а затем при строительстве Венеции.

На большей части территории Китая и Индии леса были почти полностью вырублены уже в прошлом тысячелетии<sup>2</sup>.

Сведение лесов прежде всего резко нарушает водный режим планеты. Мелеют и заиляются реки. Это приводит, в свою очередь, к уничтожению нерестилищ и сокращению численности рыб. Уменьшаются запасы грунтовых вод, создается недостаток влаги в почве. Талая вода и дождевые потоки смывают верхний почвенный слой. Ветер, не сдерживаемый лесной преградой, довершает дело, начатое водой. В результате возникает эрозия почвы. Древесина, ветви, кора, подстилка аккумулируют минеральные элементы питания растений. Сведение лесов ведет к вымыванию этих элементов из почвы и, следовательно, падению ее плодородия. С вырубкой лесов гибнут населяющие их птицы, звери, насекомые-энтомофаги. В результате беспрепятственно размножаются вредители сельскохозяйственных культур. Лес очищает воздух от ядовитых загрязнений, в частности, он задерживает радиоактивные осадки и препятствует их дальнейшему распространению. Вырубка лесов устраняет, таким образом, важный компонент самоочищения воздуха. Наконец, уничтожение лесов на склонах гор — существенная причина оползательных процессов и селевых потоков.

Наступление на естественные биоценозы сопровождается истреблением диких животных. Начавшееся несколько веков тому назад, оно резко усилилось в период колониальных захватов новых земель. Процесс исчезновения диких животных идет все ускоряющимися темпами. К 1900 г. с лица Земли исчезло 65 видов млекопитающих и 140 видов птиц. Около 600 видов позвоночных животных сейчас находятся на грани полного истребления. Если не будут приняты надлежащие меры, в недалеком будущем исчезнут киты, австралийские сумчатые (в частности, разнообразные виды кенгуру), крокодилы, носороги, бегемоты, крупные хищники и другие обитатели девственной природы.

Отдельные виды животных исчезают не только в результате их непосредственного истребления человеком. Между естественными и искусственными биоценозами все время идет борьба за территорию, воду, пищу и т. д. Но человеческий труд оказывается фактором настолько мощным, что искусственные биоценозы, сами по себе малоустойчивые биологические системы, постепенно теснят биоценозы естественные.

Развитие морских, а затем и воздушных связей соединило между собой отдельные биогеографические области. Организмы обширных континентов, возникшие в сложных условиях борьбы за существование, начали вытеснять аборигенов малых континентов и океанических островов, не способных противостоять их давлению. Естественная географическая расчлененность биотического круговорота уменьшилась и продолжает уменьшаться<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> Л. Бауэр, Х. Вайничке. Забота о ландшафте и охрана природы. М., «Прогресс», 1971, стр. 27.

<sup>2</sup> Там же, стр. 35.

<sup>3</sup> Ч. Элтон. Экология нашествия животных и растений. М., ИЛ, 1960.

Чтобы воспрепятствовать утрате большого числа видов, обеднению генофонда биосферы, организуются национальные общества охраны природы, существует Международный союз охраны природы. В Париже в 1970 г. состоялась специальная международная конференция экспертов по научным основам рационального использования и охраны ресурсов биосферы. В ее работе приняли участие 238 делегатов из 63 стран — членов ЮНЕСКО и 88 представителей шести организаций ООН, семи других межправительственных организаций и трех фондов. Конференция приняла ряд важных решений, в частности решение об использовании и сохранении генетических ресурсов, об охране видов растений и животных, подвергающихся усиленному уничтожению и др.<sup>1</sup>

Охрана живого населения Земли требует нормализации отношений между биосферой и человеческим обществом, изживания их противопоставления друг другу.

Так как человеческое общество представляет собой часть биосферы, а техника — это качественно новый этап в ее развитии, то, будучи частью биосферы, человеческое общество должно в какой-то мере подчиняться ее законам.

Вместе с тем человеческое общество не тождественно биосфере — им управляют социальные законы, не свойственные другим частям биосферы. Но законы общественного развития не могут отменить законов, господствующих на низших ступенях развития биосферы. Представляя собой надстройку над ними, они действуют лишь до тех пор, пока не вступают в противоречие с законами биосферы. В противном случае биосфера может наложить «запрет» на человеческую деятельность, или, как говорил Энгельс, природа начинает «мстить» людям за неразумное к ней отношение.

В ходе эволюции жизни на Земле ясно обнаруживаются две основные тенденции: усиление воздействия живого на неорганическую природу путем выработки новых приспособлений и включение с помощью организмов-деструкторов (в основном микроорганизмов) каждого нового завоевания жизни в биотический круговорот. Взаимодействие этих тенденций обеспечило прогрессивное развитие жизни на нашей планете в течение сотен миллионов лет.

Для обеспечения неограниченного прогрессивного развития человеческого общества в отношениях с живой природой необходим творческий поиск нового, разумное планирование нововведений при неустанной заботе о сохранении биосферы. Техника, входя в состав биосферы, должна быть экологичной: ее непременным атрибутом становится моделирование закономерностей биотического круговорота.

### **Ноогенез и ноогеника**

Эволюция органического мира прошла несколько крупных этапов. Первый из них — возникновение биосферы с ее биотическим круговоротом, второй — усложнение циклической структуры жизни в результате появления многоклеточных организмов. Эти два этапа, осуществлявшиеся под воздействием чисто биологических факторов, могут быть названы периодом биогенеза. Третий этап — возникновение человеческого общества. Разумная по своим намерениям деятельность людей в масштабе биосферы,

<sup>1</sup> См.: Труды конференции «Использование и охрана природных ресурсов». М., «Прогресс», 1972.

как это было показано, далеко не всегда оказывается таковой. В ряде случаев она оказывается разрушительным фактором, ограничивающим возможности дальнейшего развития. Однако разумное, плановое начало, проявляющееся особенно ярко в нашей стране, уже берет верх над стихийным, наблюдается постепенное превращение биосферы в сферу разума — ноосферу<sup>1</sup>. Совершается революционный переход от биогенеза, управляемого стихийными биологическими факторами, к эволюции, управляемой человеческим сознанием, то есть ноогенезу.

Понятие ноосфера было первоначально введено в науку французским философом-бергсонянцем Э. Леруа (1927)<sup>2</sup>. Ноосферой Леруа назвал оболочку Земли, включающую человеческое общество с его индустрией, языком и прочими видами разумной деятельности. Ноосфера идет на смену биосфере и должна заменить последнюю. Значительно большее развитие это понятие получило в книге «Феномен человека» П. Тейара де Шардена (1940).

Высказав правильную идею о сознательной человеческой деятельности как преобразующем биосферу факторе, Леруа и Тейар де Шарден дали ей идеалистическую трактовку. Ноосфера, по Тейару де Шардену, — «...мыслящий пласт», который, зародившись в конце третичного периода, разворачивается с тех пор над миром растений и животных вне биосферы и над ней»<sup>3</sup>. Это стихийный процесс кристаллизации некоей внутренней сути частиц материи, проявляющийся при их объединении. Оба французских автора, говоря о развитии жизни на Земле и о роли человеческого разума в этом процессе, упустили самое основное — сложные и противоречивые отношения биосферы и человеческого общества с его социальными конфликтами и особыми общественными законами развития, сквозь призму которых преломляется отношение человека к природе. Они не поняли, что преобразование биосферы в сферу разума — ноосферу — не может быть стихийным процессом, кристаллизацией каких-то изначальных зачатков мирового разума.

В противоположность Леруа и Тейару де Шардену Вернадский развивал материалистическое представление о ноосфере, понимая под ноосферой не нечто внешнее по отношению к биосфере, а новый этап в ее развитии, этап разумного регулирования отношений человека и природы. «В таком виде, — справедливо отмечают М. И. Руткевич и С. С. Шварц, — учение о ноосфере... отвечает по своему содержанию духу диалектического материализма и существенно его обогащает»<sup>4</sup>.

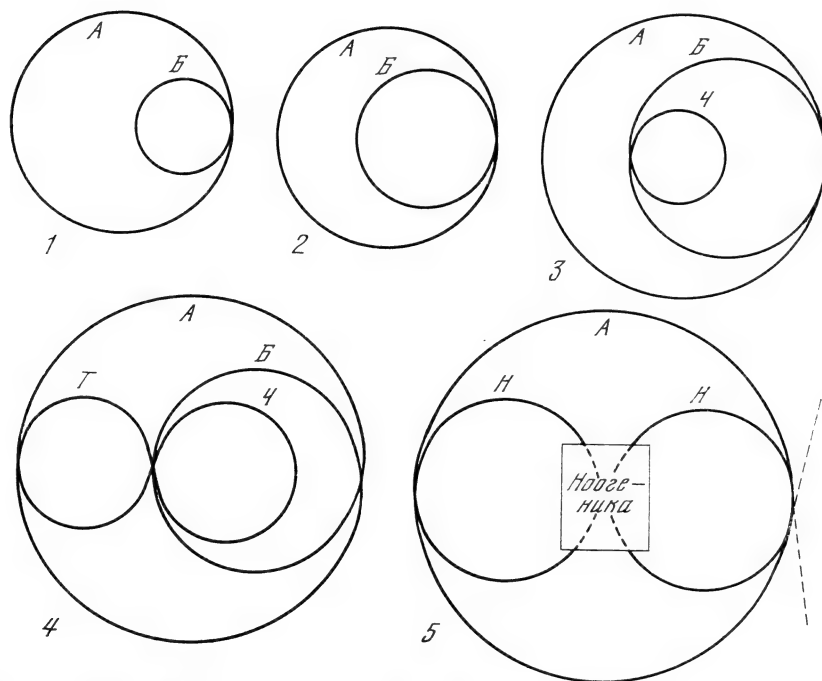
В непосредственной связи с революционными социальными преобразованиями, со сменой капиталистических отношений социалистическими возникает реальная возможность организации нового типа исследовательских учреждений, объединяющих представителей естественнонаучных теоретических дисциплин с работниками инженерно-технического, агрономического, медицинского и социологического профилей. Их основная задача — оценка достижений науки и техники не только с точки зрения их хозяйственного эффекта, но и как факторов, в той или иной степени, в том или ином направлении влияющих на взаимные отношения человеческого общества и природы. Если обычные научные учреждения

<sup>1</sup> См.: В. И. Вернадский. Несколько слов о ноосфере. — Успехи соврем. биологии, 1944, т. 18, вып. 2.

<sup>2</sup> E. Le Roy. L'Exigence Idéaliste et le Fait de L'Evolution. Paris, 1927.

<sup>3</sup> П. Тейар де Шарден. Феномен человека. М., «Прогресс», 1965, стр. 181.

<sup>4</sup> М. И. Руткевич, С. С. Шварц. Философские проблемы управления биосферой. — Вопросы философии, 1971, № 10, 59.



Стадии развития биосферы (по М. М. Камшилову, 1974)

1 — в большом абиотическом круговороте веществ (А) возник биотический круговорот — биосфера (Б); 2 — по мере развития жизни биосфера расширяется; 3 — в биосфере появилось человеческое общество (Ч); 4 — человеческое общество стало поглощать вещество и энергию не только через биосферу, но и непосредственно из абиотической среды (Т); 5 — биосфера, превратившаяся в ноосферу (Н), стала развиваться под контролем разумной человеческой деятельности (ноогенез). Жизнь, развиваясь по пути ноогенеза, все полнее осваивает вещество, энергию и потенциал информации неживой природы, распространяясь за пределы Земли (пунктирные линии)

ведут творческий поиск нового, задача научных учреждений указанного типа должна заключаться в том, чтобы рекомендовать научные достижения, открытия и изобретения к внедрению в народное хозяйство и медицину, следить за результатами их внедрения и организовывать исследования, направленные на ликвидацию вредных побочных результатов внедрения, если таковые обнаружатся. Эти учреждения должны представлять собой разумный человеческий эквивалент отбирающей функции биосферы, допускающий к развитию лишь такие новшества, которые не подрывают ее основу — круговорот органического вещества. Таким образом, критерием ценности нововведений должна стать не только их не посредственная полезность, но и совместимость с прогрессом жизни. В тактике человеческой деятельности должна непременно учитываться стратегия биосферы, создававшаяся в течение миллиардов лет.

Науку управления взаимоотношениями между человеческим обществом и природой можно назвать ноогеникой<sup>1</sup>. Основная цель ноогеники — планирование настоящего во имя лучшего будущего. Ее главная задача — исправление нарушений в отношениях человека и природы и в самом человеке, вызванных прогрессом техники.

<sup>1</sup> М. М. Камшилов. Ноогенез. — Журн. общей биол., 1970, т. 31, № 1.

Помимо охранных функций ноогеника обязана способствовать увеличению многообразия форм жизни путем создания новых видов растений, животных и микроорганизмов. Эти новые виды призваны не только служить источником пищи, кислорода, сырья для промышленности, но и помогать человеку, осуществляя буферные функции, бороться с вредными побочными результатами технического прогресса, способствовать еще более активному освоению неживой природы, сопровождать человека в космических полетах.

Таким образом, ноогеника в отличие от пропагандируемой некоторыми учеными глобальной экологии не ставит целью достижение какого-то постоянного равновесия между человеком и природой, которое в принципе не осуществимо. Ее задача — сознательное управление эволюцией биосферы, включающей человеческое общество как ведущую интегральную часть.

Для рационализации отношений человека и биосферы особенно много делается в СССР. Только за последние годы Верховным Советом СССР приняты такие важные законы, как «Основы земельного законодательства Союза ССР и союзных республик», «Основы законодательства Союза ССР и союзных республик о здравоохранении», «Основы водного законодательства Союза ССР и союзных республик». В союзных республиках приняты специальные законы об охране природы. Ряд важных постановлений партии и правительства направлен на предотвращение загрязнения Каспийского моря, озера Байкал, бассейнов рек Волги и Урала и т. п. Наконец, на IV сессии Верховного Совета СССР восьмого созыва (1972) было принято историческое постановление «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов». Принимая это постановление, Верховный Совет СССР подчеркивал, что «достижения научно-технической революции и мощная база нашей индустрии позволяют в условиях социалистического хозяйствования разумно пользоваться всеми природными богатствами, успешно решать исторически важную задачу — нейтрализовать вредные для природы и человека побочные явления хозяйственной деятельности»<sup>1</sup>. В докладе В. А. Кириллина<sup>2</sup> на IV сессии Верховного Совета СССР приведены многочисленные примеры деятельности нашего социалистического государства, отвечающие требованиям ноогеники.

Таким образом, проблема взаимных отношений человека и природы поставлена в нашей стране как важнейшая общегосударственная задача. Есть все основания верить, что надвигающийся кризис в отношениях биосферы и человеческого общества будет разрешен в плане развития гармонического единства человека и природы.

<sup>1</sup> Постановление Верховного Совета СССР «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов». — Известия, № 222 (17150) от 21 сентября 1972 г.

<sup>2</sup> В. А. Кириллин. О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов. — Известия, № 221 (17149) от 20 сентября 1972 г.



## Глава 28. КОСМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

### Возникновение космической биологии

Рождение космической биологии и медицины можно условно отнести к концу 1957 г., когда вслед за первым искусственным спутником Земли (ИСЗ) в СССР был осуществлен запуск второго ИСЗ (3 ноября), на борту которого находилась собака Лайка. В этом полете были получены исключительно важные физиологические данные, свидетельствовавшие о возможности сохранения жизни высокоорганизованных животных в полетах на ракетных космических летательных аппаратах. Однако становление космической биологии и медицины должно быть отнесено к несколько более раннему периоду, а именно к началу 50-х годов, когда в СССР и США стали систематически проводить запуски в верхние слои атмосферы баллистических ракет с млекопитающими — собаками, обезьянами, белыми крысами.

Датируя возникновение космической биологии и медицины серединой XX в., не следует забывать, что идейные истоки этих наук восходят к далекому прошлому.

Как и в истории большинства наук, первые истоки биоастронавтики, вероятно, могут быть отнесены к трудам философов Древней Греции и даже к более раннему периоду, о чем свидетельствуют некоторые легенды и религиозные сказания Древнего Египта.

Греческие философы Анаксагор и Демокрит высказывали идею о распространении жизни, в том числе и разумной, вне Земли и о наличии во Вселенной множества обитаемых небесных тел. Эта идея была в дальнейшем развита в трудах многих выдающихся естествоиспытателей, математиков и философов. Ее сторонниками были Н. Кузанский, Джордано Бруно, Г. Галилей, В. Гершель, К. Гаусс и многие другие.

Известно, что Галилей, Гаусс, а позднее К. Э. Циолковский пытались даже решить вопрос о средствах связи с внеземными цивилизациями.

Принципиально новый этап в развитии астронавтики начался с конца XIX в., когда возникла идея о возможности осуществления полетов человека в космическое пространство. Речь идет не о фантастических проектах космических летательных аппаратов, которые периодически появлялись в XVIII и XIX вв., а о конкретных попытках разработать принцип летательных аппаратов нового типа, способных совершать межпланетные полеты.

Впервые такие работы были выполнены в России Н. И. Кибальчицем (1881) и более фундаментально — К. Э. Циолковским (1903); позднее Р. Годдартом, Р. Эсно-Пельтри и Г. Обертом.

Для истории биоастронавтики большое значение имеют широко известные труды одного из основоположников научной астронавтики — К. Э. Циолковского. В них содержатся также результаты его исследований по биоастронавтике, которым Циолковский придавал большое значение.

Уже в самый ранний период творчества (1876—1880) Циолковский достаточно ясно сознавал, что помимо технических проблем, связанных с созданием и эксплуатацией космических летательных аппаратов, необходимо будет решать и многочисленные вопросы, касающиеся влияния полетов на организм растений, животных и человека. Ему было понятно, что при ускорениях, необходимых для преодоления земного притяжения и выхода летательного аппарата в космос, все живые объекты, находящиеся на его борту, неизбежно подвергнутся воздействию перегрузок. Не окажут ли они пагубное влияние на живой организм, не будет ли это препятствием для проникновения людей в мировое пространство? — вот первая проблема биоастронавтики, которая привлекла к себе внимание молодого Циолковского.

Циолковский считал, что ответ на вопрос о влиянии ускорений на организм животных и человека можно получить только после проведения экспериментов. В связи с этим в 1876—1878 гг. он ставил опыты, в которых исследовал влияние центробежной силы на организм животных и насекомых. В автобиографических заметках Циолковский замечает об этих экспериментах: «Я стал делать опыты с цыплятами. На центробежной машине я усиливал их вес в 5 раз, ни малейшего вреда они не получили, такие же опыты еще раньше я проводил в Вятке с насекомыми»<sup>1</sup>. Он считал, что можно одновременно испытывать и различные средства защиты. В дальнейшем Циолковский неоднократно возвращался к обсуждению этого вопроса, сознавая, что его эксперименты — только начало на пути к решению этой важной проблемы. Он был также убежден в необходимости проведения подобных исследований и с людьми.

Циолковский выдвинул идею «о предохранении слабых вещей и организмов от ударов и толчков и усиленной тяжести посредством погружения их в жидкость равной им плотности»<sup>2</sup>, проявив глубокое понимание биологических проблем. Для доказательства правильности этой идеи он провел простой, но весьма убедительный эксперимент с погружением куриного яйца в жидкость со средней плотностью яйца. При сильных ударах по сосуду яйцо не разбивалось. В дальнейшем эта идея была развита Циолковским в повести «Вне Земли» (1918). Для защиты от действия повышенных ускорений герои повести при взлете ракеты и возвращении ее на Землю погружаются в специальные камеры, наполненные жидкостью, плотность которой близка к плотности человеческого тела. Дышат они через трубки, выходящие в газовую среду ракеты.

Еще при жизни Циолковского, в 1931 г., группа советских ученых — инженер Н. А. Рынин в содружестве с врачами А. Н. Лихачевым, А. А. Сергеевым, В. А. Карасиком и другими — провела цикл экспериментов, позволивших установить, что погружение в воду подопытных животных существенно повышает их устойчивость к действию ускорений. Например, при действии кратковременных (ударных) ускорений лягуш-

<sup>1</sup> К. Э. Циолковский. Моя жизнь и работа. М., Изд-во Аэрофлота, 1939, стр. 28.

<sup>2</sup> К. Э. Циолковский. Как предохранить хрупкие и нежные вещи от толчков и ударов. — Труды отделения физ. наук Об-ва любителей естествознания, 1891, т. IV, вып. 2, 17—18.

ки могли переносить без видимых повреждений тысячекратное увеличение своего веса. В дальнейшем аналогичные эксперименты проводились в США (Х. Джаспер с сотрудниками, 1956; А. Хольт с сотрудниками, 1956; Р. Маргариа, 1963).

Рассматривая вопрос о границах повышения устойчивости к действию ускорения при погружении в жидкость, Циолковский отмечал, что они определяются неодинаковой плотностью разных тканей организма и их разным удельным весом. Например, плотность костной ткани позвоночных относительно высока, тогда как легочная ткань, заполненная воздухом, имеет небольшую плотность. По этой причине во время вдоха при погружении в воду устойчивость животных к действию ускорений снижается, так как при этом возникают повреждения легких.

Большое внимание уделял Циолковский вопросу о влиянии невесомости на живые организмы, отчетливо понимая, что успешное изучение этой проблемы связано с возможностью моделирования условий невесомости в эксперименте. Его заслугой является первое научно обоснованное описание различных способов получения состояния невесомости.

Реальное состояние кратковременно пониженной весомости и даже полной невесомости, по мнению Циолковского, наблюдается при свободном падении специальных камер. Для получения более длительного состояния невесомости в наземных условиях Циолковский предложил использовать специальное устройство, представляющее собой U-образную трубу большого диаметра: внутри трубы по рельсовому пути движется тележка; сначала она как бы «падает» вниз, далее по инерции поднимается вверх и затем снова падает. При этом периодически возникает состояние невесомости. Идеи Циолковского были впоследствии использованы советскими и зарубежными исследователями.

Через 62 года после выхода в свет книги Циолковского «Грезы о земле и небе» (1895), в которой приводилось описание устройства для получения невесомости в наземных условиях, американский исследователь У. Уолтон (1957) предложил использовать с этой целью специальное устройство, названное им «гравитроном». Принцип работы «гравитрона» заключается в том, что невесомость возникает при свободном падении кабины в подковообразной трубе высотой 240 м, из которой для исключения трения выкачан воздух. Фактически это модернизация проекта Циолковского.

Для имитации состояния невесомости и тренировки к нему космонавтов Циолковский предлагал также использовать погружение в жидкость, что лишь в некоторой степени воспроизводило состояние невесомости. В этом случае отолитовый аппарат будет продолжать функционировать, внутренние органы также сохраняют свой вес. Если же человек станет двигаться, вода будет оказывать соответствующее сопротивление. Эта идея Циолковского также получила конкретизацию в работах советских и некоторых зарубежных исследователей, которые изучали реакцию животных и человека при длительном (10—14 дней) пребывании в воде. В частности, советские исследователи (В. И. Слесарев и сотрудники, 1962; И. Д. Пестов и др., 1972) успешно использовали опыты с погружением в жидкость для воспроизведения некоторых изменений в состоянии кровообращения, которые возникают при невесомости. Ими было выявлено снижение ортостатической устойчивости у некоторых практически здоровых людей после многочасового нахождения в таких условиях. В целях более полного моделирования физиологического влияния невесомости при погружении испытуемых в жидкость американский физиолог Л. Найт (1958) для исключения информации, поступающей от отолитового аппарата, придавал определенное положение голове испытуемых, стремясь получить

**КОНСТАНТИН ЭДУАРДОВИЧ  
ЦИОЛКОВСКИЙ**  
(1857—1935)



как бы эффект «слепого пятна», известный из физиологической оптики. При этом обследуемые, ранее испытывавшие влияние невесомости в условиях полета, указывали на возникновение у них ощущений, сходных с теми, которые они испытывали в состоянии невесомости. Погружение в жидкость было использовано американскими исследователями и для тренировки космонавтов, в частности, Ю. Сернана. Таким образом, идея Циолковского о моделировании некоторых биологических эффектов невесомости посредством погружения в жидкость получила признание и развитие.

Примечательно, что Циолковский впервые обратил внимание на крайнюю затруднительность произвольных движений в условиях невесомости и рассмотрел различные средства преодоления этого затруднения. Так, он предложил использовать для перемещения маленькие реактивные двигатели. Эта идея уже осуществлена: американский космонавт Э. Уайт (1965) в полете на корабле «Джемини-4» покинул кабину и некоторое время перемещался в открытом космосе, используя реактивную силу воздушной струи специального «пистолета».

Для преодоления ряда неудобств, связанных с невесомостью, Циолковский (1895) впервые предложил создание искусственной силы тяжести посредством вращения космического корабля. Согласно его идее, центробежная сила, действующая на космонавта, должна быть во много раз меньше силы земного тяготения. Идею создания искусственной тяжести для обеспечения благоприятных условий жизни человека во время полета в космос позднее развивали в своих работах французские и американские исследователи (Р. Эсно-Пельтри, 1912; Н. Дейш, 1921).

Мечтая о завоевании мирового пространства, Циолковский выдвинул задачу создания искусственного спутника Земли, заселенного людьми.

Он считал, что помещение, в котором будут находиться люди, должно представлять собой герметически замкнутое пространство с искусственной газовой атмосферой и с достаточно высоким барометрическим давлением. При этом он ясно сознавал, что осуществление такого проекта помимо технических трудностей связано с необходимостью решения ряда биологических и санитарных проблем. При относительно кратковременных полетах в космос, например на Луну, космонавты, по мнению Циолковского, смогут пользоваться запасами кислорода, взятыми с Земли, а углекислоту, вредную для организма, удалять из атмосферы кабины при помощи поглощающих ее химических веществ, например щелочей. Таким образом, Циолковскому принадлежит идея использования в герметических кабинах при кратковременных космических полетах регенерационных установок для обеспечения необходимых условий жизнедеятельности.

Для длительных полетов в космос Циолковский предложил создавать на космических кораблях искусственную атмосферу, для чего отводить определенную площадь под оранжерею с растениями. Он писал: «Как земная атмосфера очищается растениями при помощи солнца, так может возобновляться и наша искусственная. Она должна будет, так же как и земная, поддерживать круговорот необходимых для жизни человека веществ кислорода и воды и очищать воздух от углекислого газа»<sup>1</sup>. Чтобы осуществить эту идею, он предлагал провести специальные эксперименты, в которых можно определить наименьшую поверхность, освещаемую солнечными лучами и достаточную для обеспечения дыхания и питания человека, и подобрать годные для этой цели растения.

Первая экспериментальная попытка реализовать эту мысль Циолковского применительно к условиям полета принадлежит советскому конструктору и одному из пионеров астронавтики — Ф. А. Цандеру (1912). В качестве искусственной среды для выращивания высших растений он использовал древесный уголь (наиболее легкая почва), в который периодически поступали продукты жизнедеятельности человека. Эта идея сейчас широко обсуждается биологами. Начаты конкретные экспериментальные исследования по подбору растений, выделяющих в больших количествах кислород и поглощающих угольную кислоту, а также годных для питания. В последнее время внимание привлечено, в частности, к различным видам водорослей. Кроме того, в такие системы жизнеобеспечения человека в качестве источников питания предполагается включить высшие растения и различных животных — моллюсков, рыб, птиц, а может быть, и млекопитающих.

Таким образом, Циолковский первый высказал мысль о необходимости использования замкнутых экологических систем для обеспечения жизни человека во время длительных космических полетов и в случае создания постоянных поселений в космическом пространстве.

### Проблемы современной биоастронавтики

На современном этапе развития космическая биология может рассматриваться как самостоятельный раздел биологии, изучающий три основные проблемы:

1. Особенности жизнедеятельности и поведения земных организмов в полетах на ракетных аппаратах, составляющие предмет космической фи-

<sup>1</sup> К. Э. Циолковский. Собр. соч., т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1954, стр. 128.

зиологии. Поскольку это научное направление изучает физиологические реакции организма в условиях новой среды обитания, некоторые авторы (О. Г. Газенко) используют термин экофизиология.

2. Биологические принципы и методы построения искусственной среды обитания в космических кораблях и станциях (экология замкнутых систем).

3. Наличие, распространение, особенности и эволюция живой материи во Вселенной (экзобиология).

Эти научные направления служат теоретической и экспериментальной основой космической медицины, главную задачу которой составляют сохранение здоровья и обеспечение работоспособности космонавтов.

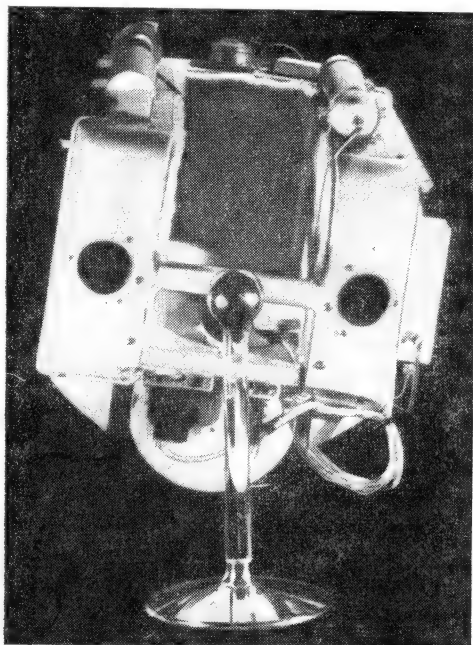
### **Экофизиология**

В настоящее время в космической биологии и медицине преобладает экологическое направление. Внимание многих исследователей сосредоточено на изучении влияния различных факторов полета на жизнедеятельность живых организмов и, особенно, на работоспособность и состояние здоровья человека. Значительные усилия направлены также на всестороннее изучение космического пространства и небесных тел как своеобразной среды обитания.

В становлении космической биологии и космической медицины большую роль сыграли многие естественные науки. Для развития экофизиологии существенное значение имел опыт, накопленный авиационной медициной и физиологией. Он послужил основой успешного развития исследований, направленных на обеспечение безопасности высотных полетов, и сыграл положительную роль в изучении влияния на организм животных и человека динамических факторов космических полетов — ускорений, вибрации и шумов. Важной задачей стало вскрытие общих закономерностей в реакциях живых организмов на действие динамических факторов и определение границ переносимости, в которых организмы способны приспосабливаться к их действию.

### **Экофизиологические исследования на животных**

Успехи космической биологии имели чрезвычайно большое значение для развития космической медицины, для подготовки и осуществления первых полетов человека в космос. Планомерное и последовательное проведение в СССР и в США программы биологических исследований на ракетах и космических кораблях, решение в этих полетах многих практически важных вопросов определили возможность постепенного перехода



Кабина, в которой совершила полет Лайка

к новому этапу развития космонавтики — к пилотируемым полетам и непосредственному проникновению человека в космическое пространство.

Многочисленные эксперименты на геофизических ракетах позволили изучить реакции животных, возникающие при суборбитальных полетах (В. И. Яздовский и др., 1951—1957). Было выяснено, что изменения в деятельности сердечно-сосудистой и дыхательной систем у животных связаны главным образом с перегрузками на активном участке полета и при спуске ракеты на Землю. Степень этих изменений стоит, как правило, в прямой зависимости от величины перегрузок.

Изучение действия на организм невесомости затрудняли в этих полетах маскирующие эффекты перегрузок. В некоторых случаях все же удавалось заметить замедление нормализации функций организма при переходе от повышенной гравитации к невесомости. Этот факт был впервые четко обнаружен при полете собаки Лайки на втором искусственном спутнике Земли. Данные физиологических исследований в этом опыте позволили сделать заключение, что относительно длительное пребывание высокоорганизованного живого организма в условиях невесомости не приводит к существенным изменениям функционального состояния важнейших систем организма.

Исключительное значение для последующего развития космической медицины имели биологические исследования на космических кораблях-спутниках, проведенные в СССР и США в 1960—1961 гг. В них благодаря телеметрической регистрации физиологических функций у собак (СССР) и у приматов (США) оказалось возможным изучить влияние условий орбитального полета не только в период самого полета, но и в течение длительного периода после его завершения. Включение в эти опыты в СССР большого числа разнообразных биологических объектов позволило исследовать также генетические эффекты полетов.

Биологические исследования были продолжены и в пилотируемых полетах. Так, во время полетов кораблей «Восток-3», «Восток-4», «Восток-5», «Восток-6», «Восход», «Восход-2» было продолжено изучение влияния полета на лизогенные бактерии, нормальные и раковые клетки человека, одноклеточные водоросли и другие объекты. В дальнейшем биологические исследования проводились в СССР на кораблях «Зонд-5», «Зонд-6», совершивших облет Луны, на «Космос-605» и на «Космос-690».

### **Влияние ускорений**

Начальные сведения о влиянии радиальных ускорений-перегрузок, длительно (свыше 3 сек.) действующих на организм человека, относятся к концу XVIII в. В работе «Зоономия» (1794) Э. Дарвин впервые привел чертеж центробежной машины и указал, что вращение на ней приводит к изменениям кровообращения. В начале XIX в. в лечебнице Шаритэ (Берлин) вращение на центробежной машине использовалось для лечения душевнобольных. В 1820 г. чешский биолог Ян Пуркине провел экспериментальную работу на животных для изучения физиологического механизма действия ускорения. Он отметил, что при вращениях, в случаях, когда вектор перегрузки совпадает с направлением продольной оси тела, у животных возникают резкие изменения мозгового кровообращения. В дальнейшем ведущее значение мозгового кровообращения в механизме повреждающего действия ускорений было показано физиологом В. В. Папутиным (1881) и врачом Н. О. Цыбульским (1895) в лаборатории В. М. Бехтерева.



Существенное значение для проблемы в целом имели исследования А. Ноэнса и Дж. Йонгбледа (1932—1933), У. Фишера (1937) и Х. Дирингофена (1933), в которых были предприняты попытки оценить изменения гемодинамики количественно, в частности, в случае положительных ускорений, когда перегрузка направлена от головы к тазу. На основании этих работ и некоторых исследований по физиологии и патологии кровообращения Г. Ф. Лангом (1938), В. В. Стрельцовым (1938), Д. Е. Розенблюмом (1939), А. А. Сергеевым (1944) в СССР, Г. Шубертом (1931) в Австрии, О. Гауэром и Х. Дирингофеном (1934) в Германии была развита концепция о преимущественно гемодинамическом механизме повреждающего действия радиальных ускорений. В работах Ланга (1938) и Стрельцова (1938—1947) было отмечено, что адаптация к действию положительных ускорений связана с механизмами регуляции кровообращения, которые в нормальных условиях определяют ортостатическую устойчивость. Влияние положительных радиальных ускорений может, таким образом, рассматриваться как своеобразная усиленная ортостатическая нагрузка.

За последние 10—15 лет в исследованиях на центрифуге собран весьма существенный фактический материал об устойчивости животных и человека к действию разнонаправленных ускорений. Выявлено влияние различных факторов (гипоксии, гиподинамии, вдыхания газовых смесей, обогащенных  $\text{CO}_2$ , фармакологических препаратов) на устойчивость к действию ускорений и — что особенно важно — вскрыты физиологические механизмы, определяющие развитие патологических симптомов (расстройств зрения — серой и черной пелены, брадикардии, нарушений дыхания и др.), лимитирующих переносимость положительных радиальных ускорений.

Для решения вопроса о режиме взлета и посадки ракетных летательных аппаратов были проведены многочисленные экспериментальные исследования, в которых изучалось влияние на организм животных и человека радиальных ускорений, действующих в направлении, перпендикулярном к продольной оси тела. Были получены данные, характеризующие реакцию дыхания, сердечно-сосудистой и центральной нервной системы, и установлены изменения в этих системах, ограничивающие переносимость «поперечных» ускорений (П. В. Васильев, А. Р. Котовская, 1965; и др.).

Практически важным результатом этого направления исследований явилось обоснование рационального расположения в ракетных летательных аппаратах биологических объектов и человека. Так, был установлен угол наклона кресла, при котором устойчивость к ускорениям наиболее высока, показана целесообразность использования лежаменов — кресел с моделированной поверхностью, обеспечивающих максимально равномерное распределение перегрузки на всю поверхность тела. Экспериментально изучено также влияние кратковременных (менее 1 сек.), или ударных перегрузок на организм животных и человека. В результате таких работ инженерами в содружестве с врачами и биологами были разработаны катапультные установки и определены параметры допустимых величин перегрузок «приводнения» и «приземления» обитаемых космических кораблей. Эти работы пробудили большой интерес к изучению влияния механической энергии на живые организмы и способствовали развитию соответствующих разделов биофизики (С. А. Гозулов, Г. П. Миролюбов, 1969; и др.).

## Влияние невесомости

Биологические эксперименты на различных живых организмах позволили получить данные относительно влияния невесомости на различные функциональные системы (кровообращение, дыхание и другие), а также на поведение животных, в частности, на позы и двигательные реакции (Г. Генри и др., 1952; Х. Бек, 1954; Х. Штругхольд, 1956; О. Г. Газенко с соавторами, 1964; В. В. Парин, 1968).

В дальнейшем исследования на человеке в условиях кратковременного воспроизведения невесомости в полетах на самолетах позволили обнаружить различную индивидуальную устойчивость здоровых людей к действию этого фактора. Было установлено, что у некоторых испытуемых в период возникновения невесомости появляются иллюзии: они испытывают ощущение падения, вращения, неправильно оценивают свое положение в пространстве. Существенно, что у многих появляются вегетативные расстройства, тошнота и рвота — симптоматика, характерная для «морской болезни» (Л. А. Китаев-Смык, 1963; Е. М. Юганов, И. И. Касьян, 1966). Было изучено также функциональное состояние вестибулярного аппарата в условиях невесомости, выявлена роль различных анализаторов (зрительного, двигательного) и изменений межанализаторных взаимоотношений в расстройствах деятельности центральной нервной системы.

Определенные условия гравитации являются одним из наиболее постоянных факторов жизни на Земле. Давно известно большое значение гравитации в морфогенезе и формировании функциональных систем живых организмов, однако эта фундаментальная биологическая проблема экспериментально оставалась слабо изученной. Практика подготовки и проведения космических полетов заставила биологов внимательнее подойти к оценке значения гравитационного поля как важной экологической константы. Интересные по своим результатам исследования влияния изменений гравитации на процессы жизнедеятельности и развития различных организмов явились началом нового научного направления — гравитационной биологии (А. А. Нейфах, 1962; П. А. Коржуев, 1963; О. Г. Газенко, А. А. Гюрджиян, 1967 и др.). Имеются все основания полагать, что дальнейшее развитие этого направления окажется полезным не только для развития космонавтики, но и внесет ценный вклад в общую биологию.

Проблема влияния на организм человека и животных длительного (многomesячного) пребывания в условиях невесомости, имеющая исключительно важное практическое значение для межпланетных полетов, далека еще от своего разрешения.

В исследованиях, проведенных на грызунах, находившихся в течение трех недель в условиях невесомости во время полета ИСЗ «Космос-605» (1973), были получены данные, свидетельствующие о развитии атрофических процессов в скелетных мышцах; отмечено также снижение прочности костей конечностей (Е. И. Ильин и др., 1973; В. В. Португалов и др., 1973).

Ценные данные о физиологических эффектах относительно длительного действия невесомости на организм человека были получены во время 18-дневного полета А. Г. Николаева и В. И. Севастьянова в космическом корабле «Союз-9». Сенсорно-моторная координация у космонавтов была несколько нарушена в первые 3—4 суток полета. Об этом можно было судить по тому, что при свободном плавании с закрытыми глазами оба космонавта утрачивали представление о положении сво-

его тела по отношению к координатам кабины. Несмотря на то, что после 12—13 суток полета космонавты стали отмечать симптомы усталости, они успешно выполнили всю программу. Первое время после возвращения на Землю сохранение вертикального положения требовало известных усилий. Космонавты отмечали кажущееся увеличение веса тела. По интенсивности это ощущение было примерно равным тому, которое возникает при перегрузке в 2,0—2,5 единицы. Вес предметов также казался космонавтам заметно увеличенным. Иллюзия увеличения веса, постепенно ослабевая, сохранялась около трех суток. У обоих космонавтов в первый период последствия отмечались заметные изменения функционального состояния сердечно-сосудистой системы: пульс в покое достигал 120 в минуту, размеры сердца по данным рентгенографии были уменьшены, ортостатическая устойчивость снижена. Были также отмечены изменения в опорно-двигательном аппарате — мышечная атрофия, снижение оптической плотности костей и функциональные сдвиги в центральной нервной системе, осуществляющей регуляцию позы и движений<sup>1</sup>.

Физиологические исследования и медицинские наблюдения, полученные во время и после полета корабля «Союз-9», свидетельствуют о принципиальной возможности существования человека в космосе в условиях невесомости в течение 18 суток и сохранении им умственной и физической работоспособности. Вместе с тем получены важные данные, свидетельствующие о том, что реадаптация к привычным условиям земной жизни характеризуется длительной перестройкой приспособительных механизмов организма. Последнее обстоятельство имеет большое практическое значение, так как указывает на необходимость разработки специальных средств профилактики неблагоприятных сдвигов функционального состояния организма в периоде последствий (О. Г. Газенко, П. В. Васильев, 1970). Повышение в дальнейшем эффективности профилактических мероприятий, в частности включение специальных тренажеров (А. В. Еремин, В. И. Степанцов и др., 1972), позволяющих воспроизводить во время полета различные формы мышечной деятельности (ходьба, бег и т. п.), позволили в полетах на космических станциях значительно увеличить время пребывания космонавтов в условиях невесомости без проявления у них выраженных симптомов астенизации (до трех месяцев — «Скайлэб-3»).

### **Влияние гиподинамии**

В последнее время в связи с длительным пребыванием космонавтов во время полета в кабинах малого объема, неизбежно ограничивающих движения, серьезное внимание привлекла к себе проблема снижения двигательной активности. По характеру физиологического влияния на организм подобное состояние близко к влиянию невесомости и в длительных полетах, вероятно, будет усугублять ее отрицательное действие. При экспериментальном изучении влияния гиподинамии на организм животных и человека (длительное, до 100 суток, пребывание в условиях строгого постельного режима) были обнаружены существенные сдвиги в энергетическом, белковом и водносолевом обмене (нарушение азотистого, кальциевого, фосфорного балансов); отмечены снижение функциональных возможностей сердечно-сосудистой системы и выраженные нарушения регуляции двигательных актов с явлениями мышечной слабости, обусло-

<sup>1</sup> Л. И. Какурин, А. А. Лебедев. Итоги медицинских исследований, выполненных на кораблях «Союз». — В кн. «Человек в космосе». Труды IV Международного симпозиума по основным проблемам жизни человека в космическом пространстве. М., «Наука», 1974, стр. 34.

вленной атрофическими процессами (А. М. Генин, А. Д. Воскресенский и др., 1968—1973; И. Д. Пестов, И. С. Балаховский, 1968—1973 и др.).

Изучение гиподинамических состояний позволило значительно расширить представления о биологической роли двигательной активности. Экспериментальные данные ярко показали значение физиологической нагрузки для сохранения функциональной способности и морфологической структуры органа. Действительно, морфологические исследования на животных, перенесших состояние гиподинамии, выявили возникновение у них закономерных нарушений различных структурных элементов поперечно-полосатых мышц (В. В. Португалов и др., 1969).

Анализ причин, определяющих возникновение в результате гиподинамии функциональных расстройств регуляции кровообращения, дыхания и других функций, привел к мысли о том, что в таких ситуациях для организма крайне невыгодно находиться в условиях сверхстабильной *внешней* среды. В связи с этим впервые было подвергнуто критическому обсуждению известное положение К. Бернара о том, что постоянство *внутренней* среды — неперемное условие свободной жизни. Стало очевидным, что определенный диапазон колебания многих параметров *внутренней* среды совершенно необходим для организма. Отсутствие таких колебаний приводит к постепенному ослаблению адаптационных механизмов, играющих существенную роль в регуляции кровообращения, дыхания, поддержании мышечного тонуса и т. п. В связи с этим некоторые исследователи стали рекомендовать для длительных полетов помимо специальных комплексов мышечных упражнений использовать в герметических кабинах активную газовую среду, стимулирующую деятельность приспособительных механизмов. Такая среда должна, по мнению большинства исследователей, характеризоваться несколько пониженным парциальным давлением кислорода или же сочетанием пониженного парциального давления кислорода с несколько повышенным парциальным давлением углекислого газа (В. Б. Малкин, О. Г. Газенко, 1969).

### **Влияние высотных факторов и принципы формирования искусственной газовой среды в кабине**

В круг задач экофизиологии входит также разработка различных систем, обеспечивающих стабильное поддержание заданных условий микроклимата в кабинах космических аппаратов. При этом важно определить границы допустимых колебаний таких параметров среды, как барометрическое давление, газовый состав, влажность и температура. Эти вопросы давно и успешно разрабатываются в тесной связи с прогрессом авиационной и ракетной техники.

Проблема рационального построения искусственной атмосферы в обитаемых космических кораблях привела к необходимости критической оценки некоторых фундаментальных вопросов биологии. Была поставлена прежде всего под вопрос целесообразность копирования в герметических кабинах основных параметров нормальной земной атмосферы (барометрическое давление 760 мм рт. ст.;  $O_2$  — 21% и т. п.) (Е. Рот, 1968; О. Г. Газенко, А. М. Генин, В. Б. Малкин, 1968; и др.).

Большинство исследователей пришли к заключению, что искусственную атмосферу в зависимости от задач полета следует формировать по-разному. Общим в построении различных рецептов газового состава искусственной атмосферы является то, что парциальное давление кислорода ( $pO_2$ ) во избежание развития

выраженного гипоксического состояния не должно быть ниже определенного уровня (120 мм рт. ст. при нормальном давлении в кабине) и в то же время не должно превышать уровень, при котором может проявиться токсическое действие кислорода (300–320 мм рт. ст.) (А. М. Генин, 1969–1971; А. Г. Жиронкин, 1956; Б. Велч, 1963). Следует отметить, что определение нижней границы  $pO_2$  во вдыхаемом воздухе основано на классических исследованиях П. Бера (1878), И. М. Сеченова (1880), Дж. С. Холдейна (1905) и работах специалистов в области авиационной физиологии (В. В. Стрельцов, 1935–1947; А. П. Аполлонов, 1940; Х. Штрухгольд, 1944; Д. И. Иванов, 1949; Э. Опиц, 1944; Г. Армстронг, 1952; и др.), которые на основании теоретических расчетов и обширных экспериментов, проведенных на различных высотах в барокамере, установили допустимые величины  $pO_2$  во вдыхаемом воздухе. Результаты этих работ в дальнейшем были использованы для создания различных вариантов искусственной газовой атмосферы в кабинах летательных аппаратов. Практически важным итогом работ в этом направлении явились обоснование и разработка средств и методов, обеспечивающих возможность полета на больших высотах с использованием специального снаряжения — кислородно-дыхательной аппаратуры, высотных костюмов и скафандров (Дж. С. Холдейн, 1936; В. А. Спасский, 1941; А. Джонстон, 1957; А. Г. Кузнецов, 1959; Л. Г. Голловкин, 1960–1972; С. Г. Жаров, 1963; И. Н. Черняков, 1965–1973).

Большая практическая значимость для космической биологии и медицины проблемы гипоксии (кислородного голодания) являлась причиной углубленного изучения различной тяжести гипоксических состояний, возникающих в результате повреждающего воздействия экстремальных факторов среды — высоты, ускорения, повышенной температуры и др. В результате удалось разработать ряд рекомендаций по профилактике развития гипоксического состояния и для его своевременного обнаружения. Были предложены также мероприятия и средства, способствующие повышению устойчивости человека к кислородной недостаточности.

### **Влияние ионизирующего излучения**

Опасность поражающего действия космической радиации составляет, пожалуй, одну из главных трудностей на пути освоения мирового пространства.

Проблема обеспечения радиационной безопасности космических полетов прежде всего требует достаточно точной физической индикации предстоящих трасс полета. Действие различных видов космической радиации хорошо изучено на животных в лабораторных условиях, что облегчает оценку и интерпретацию данных физических исследований, а во многих случаях, по-видимому, освобождает от проведения биологической индикации планируемых полетов. Следует, однако, заметить, что в радиологическом отношении космическое пространство неоднородно: интенсивность радиации может сильно изменяться во времени и пространстве, особенно в период солнечных вспышек.

Первые попытки оценить радиационную обстановку в космосе сделали в 1934 г. Н. К. Кольцов, Г. Мёллер, Г. А. Надсон и другие при подъемах животных на воздушных шарах в верхние слои атмосферы. Однако к систематическому изучению этой проблемы удалось приступить лишь в 1957 г., когда было положено начало биологическим экспериментам на искусственных спутниках Земли.

Повреждающее действие ионизирующих излучений на генетический аппарат определило необходимость проведения генетических иссле-

дований организмов, запускаемых на большие высоты. В СССР они проводились начиная с 1960 г. весьма интенсивно и на большом числе биологических объектов (различные виды растений, микроорганизмов, насекомых, а также позвоночных; при этом использовались как интактные животные, так и культуры тканей). Исследования Н. П. Дубинина с сотрудниками (1960—1968; лауреат Ленинской премии, 1966) показали, что условия космического полета могут вызвать относительно небольшие наследственные изменения у отдельных организмов, оказать влияние на их развитие и размножение (насекомые, лучистые грибки, семена и проростки некоторых растений). Пока не представляется возможным точно связать эти изменения с космической радиацией или с каким-либо другим определенным фактором полета. Оказалось, что сходные результаты можно получить, действуя на подопытные объекты перегрузками или вибрациями, так что существует мнение, что наследственные изменения, по-видимому, возникают в результате комплексного воздействия различных факторов полета (Г. П. Парфенов, Я. Л. Глембоцкий, 1962).

Ряд важных проблем, касающихся относительной биологической эффективности отдельных компонентов космического излучения, средств профилактики и защиты от проникающей радиации, составляет предмет изучения космической радиобиологии.

Специального внимания требует изучение биологического действия тяжелых частиц — ядер с высоким атомным весом, обладающих исключительно большой энергией. Это единственный вид ионизирующего излучения, который до сих пор не воспроизведен в лабораторных условиях. На основании некоторых теоретических соображений и физических экспериментов (в частности, экспонирования на космических ракетах специальных индикаторов и моделей) показано, что, несмотря на практическое отсутствие средств защиты от этого вида космической радиации, вероятность его повреждающего действия относительно невелика. Это обусловлено двумя причинами: небольшой величиной (1%), которая приходится на этот вид радиации, и тем, что ее действие приводит к тотальному разрушению относительно небольшое число клеток организма. Последнее обстоятельство выявило необходимость сравнительной оценки роли различных клеточных образований центральной нервной системы, проводящей системы сердца и других для жизнедеятельности организма.

### **Экология замкнутых систем**

Жизнеобеспечение космонавтов в длительных полетах, по-видимому, возможно лишь при условии создания замкнутого кругооборота веществ в кабине корабля, при котором необходимые продукты питания, вода и кислород образовывались бы за счет полной переработки продуктов жизнедеятельности. В принципе осуществить практически полностью замкнутый кругооборот веществ, вероятно, возможно на физико-химической основе; более реальным считается, однако, использование для этой цели биологических процессов, т. е. создание замкнутых экологических систем.

Теоретической базой научной разработки закрытых биологических систем служат данные комплекса биологических наук и, прежде всего, общей экологии (точнее, биогеоэкологии). Создание микробиосферы космического корабля требует учета огромного числа данных, которые не могут быть получены при исследовании конкретных земных биоценозов. В равной мере это относится и к некоторым более частным вопросам фи-

зиологии растений, животных и человека. Дело в том, что многие проблемы, имеющие большое значение для создания закрытой системы кругооборота веществ, до недавнего времени не изучались, поскольку наука, направляемая запросами земной практики, имела дело с организмами, их популяциями и ценозами как открытыми системами.

В настоящее время решение задачи создания искусственных закрытых биоценозов ведется по трем основным направлениям: поиск и оценка биологических и физиологических характеристик таких растений и животных, которые позволяли бы в небольшом объеме кабин космических кораблей создать достаточно надежную и высокопродуктивную экологическую систему; исследование комплекса факторов среды обитания, обеспечивающих оптимальную продуктивность и устойчивость популяций; моделирование экспериментальных биоценозов и исследование их функциональных характеристик.

Исследования в рамках первых двух направлений уже ведутся. Что касается третьего направления — непосредственного моделирования закрытых биологических систем, по которому какой бы то ни было опыт отсутствует, то оно по существу находится еще в стадии разработки его элементов. Имеющиеся по этому поводу теоретические предпосылки, основанные на изучении открытых земных биоценозов, слишком общи и недостаточны для решения столь конкретной и качественно своеобразной задачи. Все это значительно отличает условия работы по экспериментальной экологии закрытых систем от исследований в других областях биологии.

В настоящее время идея создания замкнутого цикла круговорота веществ стала предметом не только экспериментальных исследований, но и конструкторских разработок, ведущихся на основе экспериментально-экологических и биотехнологических исследований. Историю развития этой области космической биологии можно проследить на примере разработки биотехнологии культивирования одноклеточных водорослей — одного из возможных компонентов закрытых экологических систем. Изучение культуры одноклеточных водорослей для практического использования в системах регенерации воздуха проводится в СССР Н. С. Гаевской, В. В. Пиневиным, В. А. Чесноковым, Н. Н. Верзилиным, Г. Г. Винбергом; в США — Х. Спеером, Г. Бурлоу, Н. Боуменом, Г. Майерсом; в Японии — Х. Тамией и Х. Накамурай.

Первые эксперименты по обеспечению газообмена животных за счет фотосинтеза хлореллы были проведены в США в 1957—1960 гг. Е. Баумом, Р. Гаффордом, К. Крафтом и др. Первые попытки обеспечения кислородом человека за счет фотосинтеза хлореллы в замкнутых системах были осуществлены в СССР в 1960—1961 гг. Е. Я. Шепелевым и Г. И. Мелешко с сотрудниками, затем в США Х. Бови и другими. В 1967 г. в нашей стране И. И. Гительзону с сотрудниками удалось значительно увеличить продолжительность таких экспериментов (до 90 суток).

Уже первые опыты с обеспечением газообмена животных позволили сделать вывод о том, что успешное экспериментальное моделирование экологических систем требует возможно более точного знания материально-энергетических потребностей, условий функционирования и материальных выходов каждого элемента системы. Для получения этих данных были проведены комплексные исследования материального баланса хлореллы, культивируемой в фотосинтетических реакторах высокой производительности с замкнутым воздушным контуром (объемом). Были исследованы также условия для наиболее высокой продуктивности водорослей,



что необходимо для разработки оптимальной конструкции фотосинтетических реакторов. Достигнутые успехи были во многом связаны с селекцией высокопродуктивных штаммов хлореллы, осуществленной в СССР Р. Праттом и в США К. Сорокиным. Большой цикл исследований, выяснивших особенности культивирования одноклеточных водорослей на продуктах жизнедеятельности человека, был проведен в Японии Х. Накамурой и в СССР И. И. Гительзоном с сотрудниками. Одновременно было предпринято изучение вопросов автоматического регулирования в установках биологической регенерации воздуха (Е. А. Иванов, И. В. Александров, И. И. Гительзон). Результаты исследований показали практическую приемлемость и высокую эффективность одноклеточных водорослей в качестве одного из звеньев экологической системы космического корабля.

Обеспечение обитаемости кораблей за счет регенерации жизненно необходимых веществ позволяет считать их в известной степени закрытой системой, в которой человек становится одним из ее функциональных звеньев. В силу указанных обстоятельств особое значение приобретает изучение экологии человека как биологической дисциплины, предмет которой должен охватывать весь комплекс материально-энергетических отношений человека со средой обитания и формирующими ее звеньями, где свойства среды являются не только условием, но и функцией процессов жизнедеятельности организма человека. Отличительной особенностью экологии человека в условиях закрытых экологических систем является существенное расширение изучаемых ею связей человека с окружающей средой. Широкий экологический подход к оценке биологической приемлемости искусственной среды обитания человека, присущий отечественной космической биологии, неизбежно ведет к необходимости изучать и нормировать такие фундаментальные условия существования человека, которые никогда не были объектом гигиенического нормирования: интенсивность и состав оптического излучения Солнца, величины гравитации, газового состава искусственной атмосферы, продолжительность суточного ритма жизнедеятельности и др.

Следует также отметить, что многомесячное и многолетнее пребывание человека в космическом пространстве, помимо требования максимальной оптимизации среды, выдвигает необходимость постоянной или периодической имитации колебания некоторых параметров, характерных для условий земного существования и земного уровня реактивности организма, с целью возвращения физиологического состояния к исходному уровню к моменту возвращения космонавтов на Землю. Наличие комфорта должно сочетаться с необходимостью поддержания достаточно высокого уровня подвижности компенсаторных физиологических реакций организма путем сохранения значительной физиологической активности. Искусственная среда в этом случае должна играть активную, стимулирующую роль. Работа с замкнутыми системами открывает возможность проанализировать и заново пересмотреть общебиологическое значение и приемлемость традиционных земных условий среды и земных способов удовлетворения потребностей человека. Такому пересмотру могут быть подвергнуты газовый состав воздушной среды, питание, уровень физической и психической активности человека и даже такое наиболее фундаментальное условие существования и эволюционного развития всей живой природы на Земле, как земной уровень гравитации. От создания и совершенствования замкнутой экологической системы в значительной мере зависит освоение человеком планет Солнечной системы.

К основным проблемам экзобиологии относятся:

1. Теоретические исследования, направленные на установление возможности существования внеземных форм жизни; разработка методов поиска внеземных форм жизни, включая и средства обнаружения внеземных цивилизаций и способов общения с ними.

2. Изучение возможности переноса жизни на другие планеты: изучение влияния космического пространства, а также среды планет Солнечной системы на земные формы жизни, в первую очередь на микроорганизмы; выяснение предельных условий существования жизни.

Для того чтобы разработать рациональные методы и средства поиска внеземных форм жизни, необходимо достаточно четко представлять то, что следует искать. Перспектива поиска внеземных форм жизни, которая открылась в связи с успехом астронавтики, привела к необходимости пересмотра существующих определений жизни.

Определение понятия «жизнь» помимо биологов и химиков привлекло внимание математиков, физиков, астрофизиков, астрономов, кибернетиков и исследователей других специальностей. В работах советских ученых — математиков А. Н. Колмогорова (Ленинская премия, 1965), А. А. Ляпунова, астронома И. С. Шкловского, американских — биолога К. Гробстейна, астрофизика К. Сагана, астронома Х. Шепли и других было прежде всего отмечено, что возможность реальной встречи с неземными формами жизни, имеющими принципиально иное устройство, вынуждает к разработке более общего определения жизни. Эти авторы особенно критиковали те определения, в которых дается конкретная химическая организация живой материи. Одновременно они отмечают первостепенную важность определения основных функциональных признаков жизни, указывая, что они должны быть обязательно связаны с «организованной структурой».

А. А. Ляпунов (1962) характеризует жизнь как высокоустойчивое состояние вещества, использующее для выработки сохраняющих реакций информацию, кодируемую состояниями отдельных молекул. Несколько иная трактовка жизни у К. Гробстейна (1965): «Жизнь — это макромолекулярная система, для которой характерна определенная иерархическая организация, а также способность к воспроизведению, обмен веществ и тщательно регулируемый поток энергии, — являет собой разрастающийся центр упорядоченности в менее упорядоченной Вселенной»<sup>1</sup>. Оценивая в историческом аспекте эти определения жизни, следует отметить их известную созвучность с определениями, данными в прошлом веке Ж. Кюве и К. Биша. Большое внимание вопросу о критериях жизни уделял немецкий физик Э. Шредингер, подчеркивавший роль организации как «антиэнтропической» системы. Существенный вклад в эту проблему внес также И. Пригожин, рассматривавший жизнь как открытую термодинамическую систему.

Эти, казалось бы, чисто теоретические представления о некоторых общих свойствах живой материи способствовали разработке за короткий срок (1961—1968) конкретных методов поиска внеземных форм жизни. В основе большинства из них лежит обнаружение энергетических проявлений жизни и продуктов метаболизма живых структур. Так, американские медики Ф. Хичкок и Д. Ловелок (1967) предложили считать признаком наличия жизни существование градиента свободной энергии меж-

<sup>1</sup> К. Гробстейн. Стратегия жизни. М., «Мир», 1968, стр. 17.

ду атмосферой и поверхностью планеты и с этой целью нагревать пробы грунта в собственной атмосфере планеты и в атмосфере инертных газов. При наличии градиента температура должна быть различной вследствие возможных реакций окисления или восстановления в пробе с атмосферой планеты. В этом случае неравновесное состояние атмосферы можно обнаружить, измеряя концентрацию активных составляющих и сравнивая их с ожидаемыми концентрациями для абиогенных процессов. Обнаружение таких соединений, как  $\text{CH}_4$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ , может указывать на наличие жизни. Многие авторы предлагают для поиска внеземных форм жизни использовать одно из наиболее общих свойств живого вещества — оптическую активность (Е. Ботан, Х. Ховнавиан, 1966; Д. Вестлей, 1966).

Стремление начать поиск внеземных форм жизни с планет Солнечной системы вполне оправданно. Достижение Луны пилотируемыми космическими кораблями «Аполлон-11» и «Аполлон-12» и советскими автоматическими станциями позволило осуществить забор проб грунта с поверхности этого небесного тела. Их исследование показало отсутствие в них каких-либо признаков, характерных для живых форм материи. Было установлено также, что введение в желудок легкой взвеси лунного грунта не вызывает у подопытных животных каких-либо неблагоприятных последствий.

Стремление астрономов (Дж. Скиапарелли, Е. Антониади, Г. А. Тихов и др.) решить вопрос о существовании жизни на некоторых планетах Солнечной системы, в частности на Марсе, путем астрономических наблюдений, наталкивалось на исключительные трудности, связанные с недостаточной разрешающей способностью оптических средств и, особенно, искажающим влиянием земной атмосферы. Тем не менее в определенных областях Марса (так называемые моря) были обнаружены сезонные изменения поверхности в видимом диапазоне спектра, что некоторыми исследователями (Г. А. Тихов, Н. П. Барбашов, Д. Койпер, Г. Спенсер-Джонс и др.) связывалось с наличием растительных форм жизни. Многочисленные попытки обнаружить спектры поглощения, свойственные хлорофиллу, не увенчались успехом и поставили под сомнение растительную природу морей Марса. Однако один из наиболее убежденных сторонников существования растительности на Марсе — Г. А. Тихов — в результате экспериментального изучения полярных и высокогорных растений показал, что спектральные характеристики могут сильно различаться в зависимости от условий, в которых находятся растения. В дальнейшем в СССР гипотезу существования растительных форм жизни на Марсе развивал К. А. Любарский (1962). Он полагал, что обитающие на Марсе организмы представляют собой прижатые к почве плотные корки с цельной (нерассеченной) ассимилирующей поверхностью. Фотосинтез осуществляется ими не с помощью хлорофилла, а посредством особого пигмента с основной полосой поглощения в синей части спектра. Окраска таких организмов может изменяться в связи с тем, что в их эпителии содержатся гидрохромные пигменты, способные сильно маскировать основной красно-бурый цвет. Скорость прироста биомассы таких организмов мала, зато частоты мутирования и скорость эволюции велики.

Последние исследования Марса советскими и американскими космическими аппаратами показали, что вероятность существования жизни на этой планете крайне невелика. В настоящее время большинство исследователей склоняются к заключению, что растительных форм жизни на Марсе нет. Однако некоторые ученые (К. Саган, Х. Штраухгольд, К. Поннамперума и др.) все же допускают возможность существования на этой планете микроорганизмов. Так, спектрографическими исследованиями

Р. Янга, К. Поннамперума и других было установлено наличие в затемненных областях планеты альдегидов и высказано предположение, что под влиянием ультрафиолетового излучения могут в результате полимеризации образоваться различные сахара. Этими же исследователями в лабораторных экспериментах было показано, что при моделировании марсианских условий на «почве» (лимоните) возможен абиогенный синтез органических веществ, которые могут использоваться гетеротрофными организмами. При этом было высказано предположение, что марсианские микроорганизмы не нуждаются в фотосинтезе. Можно, вероятно, согласиться с мнением К. Сагана о том, что вопрос о существовании примитивных форм жизни на Марсе может быть окончательно решен только после непосредственного изучения этой планеты.

В последние годы стали появляться публикации, в которых высказывались предположения о возможности существования жизни на Юпитере. Основанием для такого предположения послужили результаты экспериментов, в которых моделировалась атмосфера Юпитера ( $\text{CH}_4 + \text{H}_2$ ;  $\text{CH}_4 + \text{H}_2 + \text{H}_2\text{O}$ ) и исследовалось влияние на нее различных физических воздействий — ультрафиолетового излучения, высокой температуры, электрических разрядов. Поннамперума и Веллер, пропуская через такую атмосферу дуговой разряд, синтезировали некоторые аминокислоты и отдельные элементы нуклеиновых кислот. Указанное направление исследований тесно соприкасается с проблемой возникновения жизни на Земле.

В связи с развитием космической биологии вновь привлекает внимание проблема возможности переноса жизни с одного небесного тела на другое. С этой проблемой тесно связаны некоторые практические вопросы современной биоастронавтики: стерилизация космических беспилотных кораблей, изучение возможностей адаптации некоторых земных организмов (прежде всего спорообразующих форм растений и микроорганизмов) к различным экстремальным условиям.

В центре внимания вновь оказалась теория панспермии С. Аррениуса (1895). По существу ее развивают в наши дни К. Саган и А. А. Имшенецкий, привлекая новые данные физики и астрофизики. Из всех возражений против возможности переноса жизни с одного небесного тела на другое наиболее вескими являются следующие два: повреждающее действие радиации и отсутствие достаточных данных о существовании природного механизма, который помог бы даже таким небольшим материальным частицам, как споры микробов, преодолеть удерживающие их на поверхности планет гравитационные силы. Вместе с тем результаты лабораторных экспериментов свидетельствуют о том, что некоторые устойчивые споровые формы микроорганизмов могут существовать в космическом пространстве, сохраняя жизнедеятельность при переносе с одного небесного тела на другое в составе метеорных частиц. Однако это предположение пока не имеет строго экспериментального подтверждения. Изучение же метеоритов до сих пор не дало серьезных доказательств наличия в их составе внеземных форм жизни.

А. А. Имшенецкий и сотрудники (1962) указали на большую вероятность быстрого загрязнения метеоритов земными микроорганизмами, что требует особенно осторожного отношения к результатам их исследования. В связи с этим возникает проблема строгой дифференцировки внеземных форм жизни от земных, измененных в связи с адаптацией к новым условиям космической среды. Н. Горюнов считает, что в случае обнаружения внеземной жизни прежде всего необходимо выяснить степень

ее общности с земной. Признаками общности происхождения может быть идентичность набора аминокислот и нуклеотидов генетического кода.

Большой интерес представляют исследования, в которых была подвергнута экспериментальному изучению возможность существования и приспособления земных форм жизни к условиям космической среды, характерной для околоземного пространства и некоторых планет Солнечной системы. Была установлена возможность некоторых микроорганизмов сохранять жизнь в условиях глубокого вакуума, противостоять при известных условиях воздействию различных видов радиации, в том числе интенсивному ультрафиолетовому излучению. При моделировании марсианских условий жизни получены интересные данные, указывающие на возможность некоторых микроорганизмов адаптироваться к такой среде обитания.

Исследования с моделированием в лабораториях условий космического пространства и планет Солнечной системы непрерывно расширяются. В них получен интересный материал о границах устойчивости различных земных форм жизни к экспериментальным условиям.

## Глава 29. ПРИМЕНЕНИЕ МАТЕМАТИКИ И КИБЕРНЕТИКИ В БИОЛОГИИ

Процесс проникновения математики в биологию имеет длительную историю. Однако сильнее всего он проявился в XX в. и главным образом в последние 20—25 лет. Это прежде всего связано с развитием самой биологии, ее теоретических представлений. Системы биологических понятий достигли той степени абстрактности и точности, при которой стало возможным использование математических моделей для описания биологических явлений. Кроме того, структура изучаемых в настоящее время биологических систем оказалась столь сложной, что потребовала для своего анализа разработки новых принципов исследования, основанных на точных математических методах.

Важную роль в математизации биологии сыграло взаимопроникновение наук. Биология издавна испытывала влияние представлений, возникавших в механике и физике. Достаточно вспомнить попытки сравнения скелета позвоночных с системой рычажных механизмов (Леонардо да Винчи, Дж. Борелли). Возникшая из этих попыток биомеханика начала особенно интенсивно развиваться в первой четверти XX в. (Я. И. Грдина, Н. А. Бернштейн и др.). Сближение биологической тематики с физическими и химическими проблемами является одним из путей проникновения в биологию математики, давно играющей важную роль в физике и химии.

Большое значение имели также некоторые идеи, возникшие вне биологии и проникшие в нее в последние десятилетия. Это главным образом идеи теории регулирования и теории информации. Они привели к тому, что существенно изменился подход к регуляторным системам организма, к работе рецепторов и т. д. Понятия «обратной связи», «информации», органически связанные с математическими представлениями, явились существенным каналом проникновения математики в биологию.

Как известно, в последние десятилетия в математике возник ряд новых направлений, связанных с изучением моделей систем высокой степени сложности. К ним относятся теория автоматов, теория игр, теория операций и др. В этой связи биология оказалась для математиков интересным объектом, на котором можно проверить силу новых теорий при помощи вновь созданных математических дисциплин и вычислительных машин.

Более того, источником новых математических идей стала сама биология. Некоторые примеры такого рода могут быть отмечены даже в биологии XIX в. Так, Г. Гельмгольц исследовал некоторые уравнения математической физики в связи со своими работами по физиологии слуха. Известно, что некоторые работы Р. Фишера по математической статистике были связаны с его занятиями биологией. Работы В. Вольтерры по интегральным уравнениям базировались на его исследованиях в области экологии.

Однако именно в настоящее время биология оказывается особенно привлекательной для математика. Сложность таких явлений, как работа

мозга, взаимосвязи в биологических сообществах, высокая способность организмов к адаптации, размножению и т. д. привели к выводу, что для их описания потребуются создание новых математических конструкций. Так размышления о математических моделях размножения привели, например, Дж. Неймана к созданию теории самовоспроизводящихся автоматов. Именно биология как источник новых моделей, как наука, изучающая объекты, не имеющие аналогов в физике и технике, и потому позволяющая ставить совершенно новые задачи, привлекла к себе внимание таких математиков, как Р. Беллман, Н. Винер, Г. Вейль, И. М. Гельфанд (Ленинская премия, 1955), А. Н. Колмогоров (Ленинская премия, 1965), А. А. Ляпунов, Дж. Нейман и др.

### **Некоторые закономерности проникновения математических методов и идей в биологию**

На раннем этапе математика проникала в биологию через посредство смежных наук, прежде всего через механику и физику. При этом случаи применения математических методов носили эпизодический характер. Наиболее известные примеры такого рода дают работы Дж. Борелли (1680—1681) о движении животных, Л. Эйлера (1730), Ж. Пуазейля (1840) и Дж. Стокса (1845) по гемодинамике и Г. Гельмгольца по физиологической оптике (1867) и акустике (1863). При этом биологическая проблема формулировалась как одна из задач механики или физики. Начиная с первой трети XX в. математика получает в биологии систематическое применение для решения собственно биологических проблем и эти науки начинают обходиться без посредников.

Вторая закономерность проникновения математики в биологию связана с изменением способа применения математики. Первоначально систематическое использование математики определялось развитием методов обработки результатов эксперимента, прежде всего, методов математической статистики. На базе использования этих методов возникла специальная наука — биометрия. Кроме того, математика использовалась для сокращенного описания результатов экспериментов, для выявления эмпирических функциональных связей и подбора формул для их описания. Примером может служить часть многочисленных уравнений роста. Однако с течением времени математика все чаще стала использоваться как средство моделирования. В основе такого использования математики лежит формирование системы представлений и гипотез о некотором круге биологических явлений. После того как исходная система представлений сформирована, привлекается формальный аппарат, позволяющий получить выводы и предсказания о возможном характере поведения, о возможных режимах функционирования данной биологической системы. Эти выводы и предсказания должны в принципе допускать экспериментальную проверку. В результате же проверочных экспериментов, в свою очередь, уточняется модель. При таком подходе математическая модель оказывается существенным инструментом теоретического исследования. Математические модели в указанном смысле слова отражают основные, существенные связи между явлениями, известные на данном этапе познания, и позволяють ставить разнообразные мысленные эксперименты, которые порой очень трудно или даже невозможно поставить прямо на изучаемом объекте.

Параллельно с накоплением биологических знаний идет усложнение математических методов, используемых в биологии, причем оно касается



всех способов применения математики. Так, в области биометрии в последнее время все шире используются методы многомерных статистик. При описании эмпирического материала вместо элементарных функций сейчас часто используются дифференциальные или интегральные уравнения и т. д. Наиболее существенное изменение и усложнение применяемого в биологии математического аппарата произошло в области математического моделирования. По существу, основным средством математического моделирования еще в первой трети XX в. были дифференциальные и интегральные уравнения и теория вероятностей. В последние десятилетия в математике возник ряд новых направлений, связанных с изучением систем высокой степени сложности (теория автоматов, теория игр, динамическое программирование и т. д.). Можно указать на попытки использования в биологии матричных методов, теории групп, топологических методов и других средств современной математики.

В связи с усложнением математических средств, используемых в биологии, все более широкое применение находят вычислительные машины. Быстрота операций, совершаемых машинами, позволяет обрабатывать большое количество данных и открывает новые возможности для биологического эксперимента. При этом обработка данных может выполняться непосредственно в ходе опыта, так что исследователь получает необходимые результаты тогда, когда еще можно изменить направление эксперимента. Более того, вычислительная машина может сама по заданной программе вести эксперимент, меняя его ход в зависимости от получаемых результатов. Некоторые эксперименты, связанные с исследованиями быстро протекающих процессов, вообще принципиально невыполнимы без использования быстродействующих технических средств.

Еще большее значение имеют вычислительные машины для создания в биологии математических моделей. Биологические системы часто описываются нелинейными уравнениями, системами из большого числа дифференциальных уравнений или сложными логическими схемами, так что после формулировки основных положений анализ модели без использования вычислительной техники оказывается столь трудоемким, что она становится непродуктивной. Таким образом, наряду с появлением новых математических направлений принципиальную роль в математизации биологии стала играть и вычислительная техника.

### **Математические модели, основанные на использовании представлений физики и химии**

При рассмотрении разнообразных биологических вопросов, относящихся прежде всего к биофизике, биохимии и молекулярной биологии, возникают математические задачи, часто совпадающие с задачами теоретической физики или химии, либо весьма близкие к ним. Естественно, что модели, используемые при решении задач такого рода, наиболее строгие и бесспорны, поскольку и основные понятия, необходимые при построении таких моделей, и соответствующий математический аппарат обычно достаточно хорошо апробированы на аналогичных физических задачах.

Одной из первых, в которой была построена математическая модель биологического явления, можно считать упоминавшуюся выше работу Л. Эйлера (1730). В этой работе сердце рассматривается как насос, а кровеносная система — как система упругих трубок. В дальнейшем в работах по гемодинамике было дано объяснение многих явлений (на-

пример, пульсовой волны), хотя вследствие больших математических трудностей ряд вопросов функционирования системы кровообращения до сих пор не описан математически. Принципы механики были использованы в трудах О. Фишера (1895) по кинематике суставов, в работах по применению учения о сопротивлении материалов для объяснения структуры костной ткани, по изучению движений животных в различных средах, а также в исследованиях по физиологической акустике. Важные работы по математической биофизике были выполнены группой Н. Рашевского, которая работает в Чикагском университете (США) с 1934 г.

В пробуждении интереса к проблемам молекулярной биологии заметную роль сыграла книга Э. Шредингера (Нобелевская премия, 1933) «Что такое жизнь с точки зрения физики?» (1945). Значительная часть математических работ в области молекулярной биологии базируется на статической физике и термодинамике. Так, в книге Ф. Джонсона, Г. Эйринга и М. Полиссара «Кинетические основы молекулярной биологии» (1954) с этой точки зрения рассматривается перенос веществ через биологические мембраны, зависимость биolumинесценции от температуры, процесс мышечного сокращения и т. д. В книге М. В. Волькенштейна «Молекулы и жизнь» (1965) приведен обзор современных работ (в том числе математических моделей матричной редупликации ДНК, мышечного сокращения), основанных на теоретической физике.

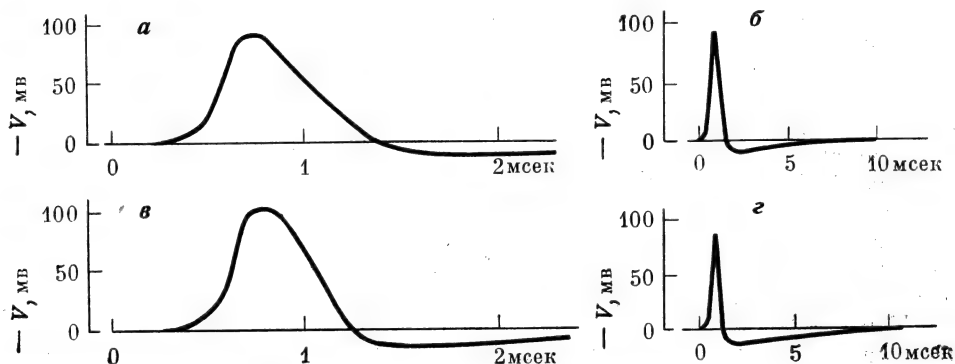
В литературе обсуждается необходимость объяснения ряда биологических процессов на основе квантовой механики. Речь идет в первую очередь о процессах фотосинтеза, фотохимических процессах зрения, биolumинесценции и процессах ферментативного катализа.

Представления термодинамики используются не только при изучении биологических процессов, происходящих на атомно-молекулярном уровне; они находят применение и при изучении физиологических процессов, например, при исследовании терморегуляции. В развитии этого направления особое место занимает работа Э. С. Бауэра (1935).

Среди работ физико-математического направления выделяются исследования по электрофизиологии, в особенности касающиеся возникновения возбуждения в рецепторах и распространения нервного импульса. Изучением физико-математических аспектов процесса возбуждения занимался П. П. Лазарев. В работе «Ионная теория возбуждения» (1923) он рассматривал принципиальные вопросы построения математической биологии и выделил круг явлений, который успешно описывается при помощи физико-химических моделей (биомеханика, физиологическая оптика и т. д.). При этом он выражал уверенность, что в дальнейшем удастся создать модели и таких явлений, как рост, размножение и др.

Более 100 лет назад было установлено, что распространение возбуждения по нервным волокнам связано с возникновением электрического тока. Л. Герман в 1868 г. выдвинул теорию электрического распространения возбуждения, согласно которой возбужденный участок нервного волокна генерирует ток, который, действуя на соседний невозбужденный участок, делает его, в свою очередь, генератором тока. Как было показано в дальнейших исследованиях, роль генератора играет поверхностная структура нервного волокна — его мембрана (см. главу 11).

В 1952 г. А. Л. Ходжкин и Э. Ф. Хаксли предложили математическую модель для описания поведения мембраны нервного волокна и процесса распространения импульса (Нобелевская премия, 1963). В этой модели свойства мембранного генератора, определяющиеся проницаемостью мембраны для разных ионов, описываются системой линейных диф-



Сравнение теоретически вычисленных по уравнениям Ходжкина — Хаксли, (а, б) и полученных экспериментально (в, г) распространяющихся потенциалов действия в аксоне кальмара (по Ходжкину и Хаксли, 1952)

Вычисленная скорость — 18,8 м/сек; скорость в эксперименте — 21,2 м/сек

дифференциальных уравнений первого порядка. При описании процесса распространения нервного импульса они исходят из того, что по своей электрической структуре нервное волокно подобно кабелю; распространение моделируется мембранными уравнениями и кабельным уравнением. Таким образом, задача сводится к решению системы дифференциальных уравнений, одно из которых — нелинейное уравнение в частных производных. Детальное исследование этой модели удалось выполнить только в последние годы благодаря применению вычислительных машин.

Принципиальное значение модели Ходжкина — Хаксли состоит в том, что на основании описания немногих основных элементарных свойств мембраны нервного волокна удалось объяснить и предсказать целый ряд явлений, которые до того рассматривались как независимые. Так, была получена правильная форма потенциала действия, воспроизведены закономерности изменения сопротивления мембраны при возбуждении, объяснен смысл порогового потенциала и рефрактерного периода и даны их количественные оценки, описано явление аккомодации и т. д. В известном смысле, эта модель может служить образцом математических моделей: в ней на основании небольшого числа исходных постулатов количественно описано большое число явлений, которые до этого казались не связанными между собой. Она демонстрирует возможность описания широкого круга явлений при помощи небольшого числа определенных терминов. В этом отношении модель Ходжкина — Хаксли близка к моделям генетики или теоретической физики.

Большое практическое значение имеет вопрос об электрическом поле, создаваемом во внешней среде совокупностью нервных или мышечных клеток, возбуждающихся в определенной последовательности. С анализом этих полей связаны попытки объяснения характера кардиограмм, миограмм, электроэнцефалограмм, широко используемых в медицине. Разработка теории возникновения и методов объективного анализа этих электрических процессов является в настоящее время предметом исследований многих математиков и биологов.

Другое направление в изучении распространения возбуждения ведет свое начало от работы Н. Винера и А. Розенблюта (1946, русский перевод 1961). В ней рассмотрено распространение активности в некоторой идеальной возбудимой среде, свойства которой заданы аксиоматически. Авторы делают попытку выяснить условия возникновения в такой среде аномальных режимов, аналогичных фибрилляции сердца или эпилепти-

ческим разрядам в нейронной сети. Анализ идеальной возбудимой среды (с учетом возможности спонтанной активности ее точек) позволил И. М. Гельфанду и М. Л. Цетлину (1960) показать возможность существования в таких средах свойства, аналогичного памяти, а также объяснить некоторые особенности работы синусного узла сердца. В последнее время получили новое развитие работы по моделированию сердечных фибрилляций и по изучению распространения возбуждения в идеальных средах, свойства которых приближаются к свойствам реальных объектов, в частности, в разветвленных волокнах и синцитиях (Ю. И. Аршавский и др., 1966; М. Б. Беркинблит и др., 1966; Г. Моу, 1967; В. И. Кринский, 1968).

Концепции и представления теоретической химии, широко используемые в биологии для построения различных математических моделей, основаны главным образом на феноменологическом подходе, выдвинутом в 1945 г. английским химиком К. Н. Хиншельвудом (Нобелевская премия, 1956). Хиншельвуд предложил использовать для описания кинетики химических реакций, протекающих в клетке, систему нелинейных дифференциальных уравнений. К сожалению, при реализации такого подхода обычно не хватает биохимических данных о конкретных реакциях, идущих в интактной клетке. Тем не менее на этом пути уже достигнуты определенные успехи. Так была, например, построена модель разложения глюкозы на  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ . Для описания этой реакции с достаточно полным использованием биохимических данных потребовалось исследовать систему из 21 дифференциального уравнения. В результате анализа были получены графики зависимости концентрации разных компонентов от времени. Проведенный анализ позволил оценить правильность существующих представлений о ходе этой реакции (А. Парди, 1962).

При исследовании системы нескольких десятков дифференциальных уравнений вычислительные машины становятся незаменимыми. Если же рассматривать не изолированную реакцию, а систему реакций, в результате которых в клетке синтезируются сотни веществ, влияющих друг на друга, то получается очень сложная многоконтурная система с множеством обратных связей. Для описания такой системы требуются тысячи уравнений. Несмотря на указанные трудности, подход, предложенный Хиншельвудом, продолжает развиваться, что, в частности, позволило показать возможность возникновения колебательных режимов для химических реакций и выяснить условия возникновения таких режимов<sup>1</sup>. Колебательные процессы в организме представляют большой интерес в связи с проблемой «биологических часов». Этой проблеме в последнее время посвящено большое количество работ, во многих из которых содержатся математические модели<sup>2</sup>.

### Использование в биологии теории информации

Разработка теории информации связана с работами Р. Хартли, В. А. Котельникова, А. Н. Колмогорова, К. Шеннона, А. Я. Хинчина и других. Вместе с этой теорией в науку вошли такие понятия, как количество информации, пропускная способность канала передачи информации, кодирование и декодирование информации и другие.

<sup>1</sup> См.: Сб. «Колебательные процессы в биологических и химических системах». М., «Наука», 1967.

<sup>2</sup> См.: Сб. «Биологические часы». М., «Мир», 1964.

Универсальность этих понятий привела к тому, что информационный подход начал широко применяться и к биологическим проблемам. Большую роль в постановке биолого-информационных проблем сыграли работы А. А. Ляпунова, сформулировавшего ряд задач, относящихся к исследованиям в области управления в биологических системах. С позиции теории информации в настоящее время рассматриваются процессы, протекающие в отдельных клетках, в организмах и в популяциях. Особенно плодотворным оказался информационный подход при изучении работы органов чувств и мозга. Возник и разрабатывается ряд проблем, связанных с выяснением принципов обеспечения помехоустойчивости и надежности элементов, осуществляющих переработку, передачу и хранение информации. С этих же позиций рассматриваются в настоящее время процессы коммуникации между животными, способы решения ими задач ориентации, навигации и локации, проблема памяти и другие проблемы, относящиеся к компетенции бионики.

Одним из наиболее фундаментальных результатов, определяющим в значительной мере состояние современной биологии и связанным с информационным подходом, является расшифровка генетического кода (см. также главы 23 и 24). Впервые эта проблема была, по-видимому, сформулирована Э. Шредингером (1945), который мог поставить ее лишь в общей форме, так как тогда еще не была известна структура ДНК и ее генетическая роль.

Строгая и конкретная постановка и анализ задачи о генетическом коде связаны с исследованиями Г. Гамова (1954). Задача состояла в выяснении соответствия между последовательностями нуклеотидов в молекуле ДНК и последовательностью аминокислот в белках.

Гамов подошел к этой проблеме как к задаче расшифровки текста, используя ряд простых соображений комбинаторики. Так, совершенно ясно, что один нуклеотид не может определять одну аминокислоту, поскольку нуклеотидов всего 4, а аминокислот — 20. Точно так же не годится код, при котором аминокислоты кодируются последовательностью двух нуклеотидов, так как число сочетаний из четырех по два всего 16. Отсюда первый вывод — генетический код реализуется по крайней мере трехчленными сочетаниями, как это в дальнейшем и было установлено. Однако число сочетаний из четырех по три равно 64 и для 20 аминокислот оно слишком велико. Отсюда было сделано заключение об избыточности кода и о существовании бессмысленных триплетов. Через семь лет после появления работы Гамова Ф. Крик, Дж. Уотсон, М. Ниренберг и другие расшифровали генетический код. Влияние теоретико-информационного подхода, подготовившего решение этой проблемы, сказалось даже в терминологии (генетический код, информационная РНК и т. д.).

Информационный подход существен и для понимания других процессов, связанных с поведением и взаимодействием клеток, например, при заживлении ран, регенерации и т. д. При изучении иммунитета встают вопросы о том, как осуществляется процесс «узнавания» своих белков, каким образом чужеродный белок, побывавший в организме всего один раз, «запоминается» на всю жизнь, какое количество разных чужих белков может быть распознано и т. д. Все эти вопросы связаны с проектированием в биологию идей теории информации.

Вероятно, наибольшее воздействие теория информации оказала на разделы физиологии, изучающие органы чувств и нервную систему. Исследование принципов переработки информации является здесь основным

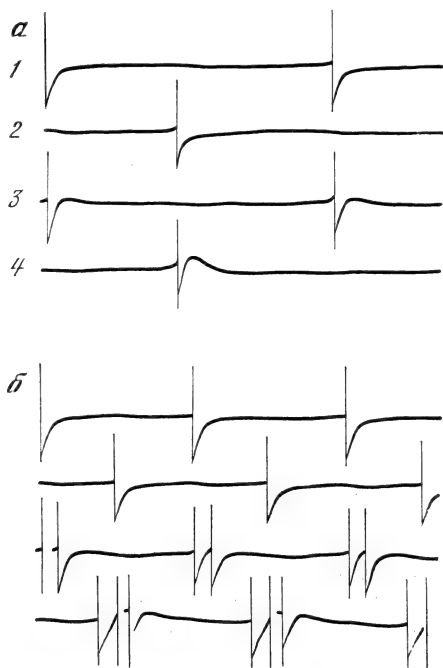
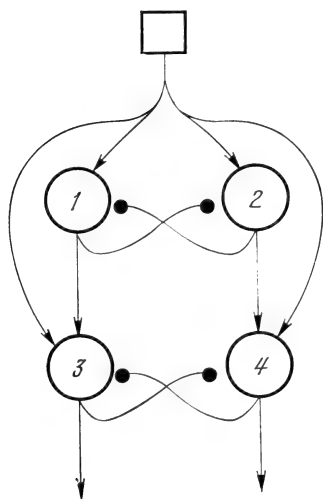
направлением экспериментальных работ. Физиологи в настоящее время интенсивно изучают способы кодирования сигналов об интенсивности света и звука, о цвете или частоте тона, процессы адаптации, явление константности восприятия и т. д. В связи с изучением работы рецепторов и нервной системы было предложено много моделей, имитирующих принципиальные стороны или механизмы процесса переработки информации нейронами. Значительную часть таких моделей составляют так называемые нервные сети.

Начало изучению нервных сетей было положено работой У. С. Мак-Каллока и В. Питтса (1943). Эти авторы рассматривали сети, образованные пороговыми элементами, которые могут находиться только в одном из двух состояний — «включено» или «выключено». Они пришли к выводу, что любая функция нервной системы, которая поддается логическому описанию при помощи конечного числа слов, может быть реализована формальной нервной сетью. Тем самым была показана принципиальная возможность моделирования любых формализуемых функций мозга. В этой работе использовалась крайне упрощенная модель нейрона: принималось, что порог нейрона не меняется во времени и что срабатывание любого тормозного синапса полностью затормаживает нейрон. В дальнейшем в теории нервных сетей перешли к рассмотрению структур, образуемых элементами, свойства которых близки к свойствам реальных нейронов.

Физиологические исследования последних лет показали, что органы чувств животных, как правило, не являются простой мозаикой рецепторов, каждый из которых независимо реагирует на свет или темноту, звук или его прекращение и т. д. Оказалось, что уже на уровне органов чувств существуют специальные структуры («детекторы»), которые могут выделять контуры изображения, углы, движущиеся предметы и т. д. Существенно, что эти операции осуществляются в органах чувств не в результате обучения, а вследствие самой конструкции органа, выработанной в процессе эволюции. Моделированию сетей, которые выделяют только определенные группы внешних сигналов или определенные признаки, посвящена большая серия работ.

Большая часть моделей этого типа соответствует специализированным нервным сетям с детерминированными связями. Структура такой сети, топология ее связей специально приспособлена для решения определенной задачи. Г. Д. Ландаль (1962) рассмотрел сети, которые реагируют только на движущиеся объекты, а также сети для оценки кривизны траектории движущегося объекта и восприятия цвета. Специально рассматривались механизмы, которые могут обеспечить неизменность реакции при разных размерах, смещениях и поворотах воспринимаемого образа (У. Мак-Каллок, В. Питтс, 1947; Н. Винер, 1948; Дж. Т. Калбертсон, 1950).

Одной из существенных особенностей работы сетей для обработки сигналов является латеральное торможение. Это явление, подробно исследованное на сетчатке глаза мечехвоста, состоит в том, что нейроны одного и того же слоя при действии на них сигналов тормозят друг друга тем сильнее, чем ближе друг к другу располагаются. Наличие латерального торможения было затем установлено в сетчатке глаза, в слуховой системе, системе осязания и в некоторых других структурах центральной нервной системы позвоночных. Количественную модель для преобразования изображений глазом мечехвоста предложил В. Рейхардт (1965). Он выяснил, в какой мере боковое торможение исправляет недостатки оптической системы этого глаза. Использование таких сетей для анализа акустических образов было предложено П. Мюллером, Т. Мартином и Ф. Путцратом (1962) и подробно исследовано в модели слуховой системы Н. В. Позиным (1970).



Простая нейронная сеть, моделирующая работу летательной системы саранчи (по Д. Вилсону и И. Уолдрон, 1968)

Сеть состоит из четырех нейронов. Зачерненными кружками обозначены тормозные синапсы, стрелками — возбуждающие. Показан характер импульсной активности в разных нейронах сети; а и б соответствуют разным уровням входного потока

Наряду с системами, анализирующими поступающие сигналы, изучались также сети, решающие обратную задачу — формирование выходных команд для исполнительных органов. В частности, рассматривались сети, обеспечивающие возникновение периодической активности нервных клеток и мышц — модели дыхания, ходьбы, полета, модели, обеспечивающие асинхронную работу мотонейронов и другие (И. М. Гельфанд и др., 1963; Н. В. Позин, 1970).

Помимо вопросов о принципах хранения, передачи и переработки сигналов теория информации занимается также проблемами надежности и борьбы с шумами. Эти проблемы возникли в технике связи, при конструировании вычислительных машин и сложных комплексов, где большое число используемых элементов увеличивало вероятность получения ошибочных результатов. В качестве биологической проблемы вопрос о надежности мозга был поставлен еще опытами К. Лешли (1918—1933).

В математическую форму проблема надежности была облечена Дж. фон Нейманом (1952) и впервые рассмотрена им, а также Е. Муром и К. Шенноном (1956). Один из методов повышения надежности, предложенный Нейманом, состоял в том, что выход каждого элемента заменялся пучком линий, а каждый элемент сети — схемой, которая оперировала с пучками входных и выходных линий. Нейман оценил избыточность схемы, необходимую для достижения определенной надежности. Например, если вместо одного элемента, который ошибается один раз из 200, использовать 60 000 элементов, то ошибка будет возникать один раз на  $10^{20}$  случаев.



Мур и Шеннон отметили связь задачи, рассмотренной Нейманом, с проблемой построения надежного кода для случаев, когда надежность передачи отдельного символа низка. Они показали, что при использовании других элементов схемы могут быть получены лучшие результаты и обеспечено то же повышение надежности при избыточности не в 60 000, а всего в 100 раз.

Одна из самых слабых сторон нервных сетей, подобных рассмотренным Мак-Каллоком и Питтсом, — их крайне низкая надежность: выход из строя всего одного нейрона может принципиально изменить характер работы всей сети. В 1958 г. Мак-Каллок предложил усложненную модель формального нейрона. В ней учтено, что порог нейрона может меняться во времени, принят закон суммации возбуждающих и тормозных входов, более близкий к реальному (возбуждение наступает, когда алгебраическая сумма входных сигналов превышает пороговое значение), а также учитывается существование пресинаптического торможения, т. е. используются входные волокна, которые могут блокировать прохождение сигнала по другим входам. С использованием этих элементов был рассмотрен ряд вопросов о конструировании сетей, устойчивых к шуму (У. Мак-Каллок, Дж. Коуэн, Л. Вербик и др., 1960). Была решена задача о синтезе сетей, работа которых не меняется, когда порог всех нейронов одновременно сдвигается на одну или несколько единиц (логически стабильные сети). Поясняя значение этой модели, Мак-Каллок отмечает, что дыхание не прекращается и при таких стадиях наркоза, когда пороги раздражения нейронов увеличиваются вдвое.

Далее были исследованы возможность и методы построения нейронных сетей, которые работают без ошибок при неодновременных и даже разнонаправленных сдвигах порогов образующих их элементов, а также при изменении веса синапсов, появлении новых связей между нейронами и при некоторой вероятности того, что нейрон не ответит на сверхпороговый сигнал или, напротив, самопроизвольно возбуждётся в отсутствие входного сигнала. При этом возникает задача построения сетей такого рода с использованием минимального числа нейронов и связей — задача во многих случаях еще далекая от решения.

Постановка проблемы надежности привела к новому подходу ко многим вопросам биологии. И. И. Шмальгаузен (1958—1963), например, рассмотрел под этим углом зрения полигены (повторение генов со сходным выражением), диплоидность и полиплоидность организмов и т. п. Им затронут также вопрос о циркуляции информации в процессе смены поколений и в эволюции. Работами Шмальгаузена была установлена связь дарвиновской теории эволюции с теорией информации.

### Теория управления и биология

В конце XIX и начале XX в. в математике стала усиленно развиваться теория динамических систем, возникшая на основе теории дифференциальных уравнений. В технике этому соответствовала разработка теории автоматического управления (регулирования). Одним из фундаментальных положений этой теории явилось понятие «обратной связи» и формулирование принципа управления по отклонению фактического состояния управляемого объекта от заданного. Развитие теории информации и статистических методов исследования управляющих систем позволило Н. Винеру (1948) сформулировать ряд положений о единстве принципов управления в технических системах и живых организмах: было уста-



**НОРБЕРТ ВИНЕР**  
(1895—1964)

новлено наличие и большое значение обратной связи и управления по рассогласованию в биологических системах, а также информационный характер процессов регулирования и управления в биологии.

Понятие обратной связи, впервые систематически использованное применительно к биологическим системам Винером, в качественной форме складывалось раньше. Его можно встретить в ряде биологических работ, посвященных изучению регуляторных процессов и механизмов [Н. А. Белов, 1911; сенсорная коррекция, Н. А. Бернштейн, 1934; обратная афферентация, П. К. Анохин, 1935 (Ленинская премия, 1972); «плюс-минус взаимодействие», М. М. Завадовский, 1941<sup>1</sup>; и др.].

Широта и общность понятия обратной связи привели к проникновению в биологию методов анализа систем регулирования и способствовали бурному развитию биологических областей, в которых применимо моделирование. О степени проникновения идей управления в биологию можно судить по попыткам использовать понятие обратной связи и управления для формального описания понятия жизнь и живое (А. А. Ляпунов и С. Л. Соболев, Н. В. Тимофеев-Ресовский), показавшим, что любая живая система может рассматриваться как сложная иерархическая система управления, обеспечивающая сохранение и поддержание множества параметров, точно определяющих существование живого объекта и его целостность.

Подход к биологическим системам с позиций теории управления привел к появлению большой серии исследований по изучению частотных характеристик отдельных биологических регуляторных систем, по выявлению конкретных морфологических основ реализации обратных связей

<sup>1</sup> См.: А. А. Малиновский. Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение.— Проблемы кибернетики, 1960, № 4.

и обеспечения надежности передачи информации, необходимой для управления, по изучению устойчивости, точности и помехозащищенности этих систем. Вот некоторые направления исследований, связанные с проблемой управления в биологических системах.

### **Процессы регуляции в клетке**

Изучение поведения клеток в организме и в культуре ткани позволило обнаружить в них разнообразные регуляторные процессы, а также влияние внешних факторов на деление и движение клеток, синтез тех или иных продуктов и т. д. Наиболее детально изучен в настоящее время процесс регуляции синтеза ферментов в бактериальных клетках. Полученные результаты позволили Ф. Жакобу и Ж. Моно (1961) предложить модель регуляции, основанную на представлении о положительной и отрицательной обратной связи (см. главу 23). При появлении в клетке некоторых питательных веществ начинается энергичный синтез ферментов, необходимых для их обработки. Этот процесс идет по принципу положительной обратной связи. Напротив, при избытке конечных продуктов некоторых реакций происходит репрессия — подавление синтеза ферментов, необходимых для образования этих продуктов. Жакоб и Моно показали, что регуляция синтеза осуществляется особыми генами-операторами, вырабатывающими специфические белковые вещества, которые играют роль регулирующих сигналов. В ряде случаев показано, что этот процесс дублируется другой параллельной системой регуляции, которая связана не с полным блокированием синтеза ферментов, а с изменением их активности. При этом избыток конечного продукта снижает активность фермента, катализирующего первую реакцию в цепи биосинтеза данного продукта. Известны реакции, в которых, напротив, активность фермента повышается. Наличие двух независимых систем регуляции существенно повышает надежность работы всей системы. Таким образом, эта наиболее обоснованная схема регуляции синтеза ферментов аналогична техническим системам регуляции.

### **Моделирование самовоспроизведения**

Один из важнейших биологических процессов, идущий самопроизвольно или индуцируемый внешними воздействиями, — процесс клеточного деления. При этом процессе идут многочисленные реакции синтеза, удвоения клеточных структур, совершаются механические перемещения, приводящие к обособлению дочерних клеток. Для описания этого процесса, являющегося одной из наиболее характерных особенностей живых систем, было предложено несколько математических моделей.

Дж. Нейман (1951) впервые изучил два варианта таких моделей. Первая модель была кинематической: она представляла собой автомат, состоящий из элементов, расположенных в пространстве, например, из датчика, который позволяет обнаруживать присутствие других деталей, соединительных частей для скрепления этих деталей и т. д.; при этом такой автомат реально не конструировался, а только рассматривался логически. Предполагалось, что он плавает в резервуаре, в котором находится неограниченный запас деталей (подобно тому, как клетка в культуре ткани окружена питательной средой). Нейман показал, что может быть создана машина с программой, которая будет собирать подобные себе автоматы и копировать для них свою программу.

Вторая модель Неймана проще и носит абстрактный характер. Она представляет собой бесконечную решетку (подобную шахматной доске), каждый квадрат которой может находиться в некотором числе состояний (в модели Неймана их 29). Состояние любой клетки в данный момент зависит от ее состояния в предыдущий момент и от состояния четырех соседних клеток. На этой решетке при соответствующем начальном состоянии можно получить конфигурации, которые сохраняются, двигаются по решетке и порождают подобные себе. Эти работы были продолжены Э. Ф. Муром (1959), М. Арбибом (1965) и рядом других.

Шведский исследователь Л. Лофгрэн (1958), рассматривая автоматы, способные обнаруживать ошибки и заменять испортившиеся детали (самовосстанавливающиеся автоматы), связывает надежность с самовоспроизведением. Такие автоматы можно рассматривать как модели регенерации.

Нейман отмечал, что программа его самовоспроизводящихся автоматов подобна клеточному геному, а построение нового автомата, аналогичного исходному, — процессу дубликации генетического материала. С этой точки зрения, ошибки в программе нового автомата, возникающие при ее переписывании, — аналог генетических мутаций. Нейман показал, что для самовоспроизводящихся автоматов существует некоторый критический размер. Автоматы, имеющие размеры меньше критического, могут порождать только более простые, чем они сами. Автоматы большего размера могут порождать подобные себе или даже более сложные.

Таким образом, при некотором уровне сложности системы возникает предпосылка для дальнейшей самостоятельной эволюции автоматов и их приспособления к среде.

### **Модели межклеточного взаимодействия и формообразования**

Проблема развития занимает в современной биологии одно из центральных мест. Вопросы о механизмах реализации генетической программы в онтогенезе (дифференцировка тканей, возникновение органов) интенсивно изучаются как экспериментально, так и теоретически. Трудности, стоящие перед этой проблемой, того же порядка, что и при изучении клеточной регуляции: они определяются очень большим числом элементов, взаимодействующих между собой. Поэтому предложенные до настоящего времени модели морфогенеза рассматривают, как правило, его отдельные стороны или свойства.

По-видимому, впервые вопросы роста и формообразования с позиций геометрии анализируются в книге А. У. Томпсона «О росте и форме» (1917), где рассматривается расположение листьев на ветке, форма рогов, яиц, раковин и т. д. Особенности формы некоторых структур и их возникновение в процессе морфогенеза пытался объяснить А. Г. Гурвич теорией биологического поля (1922—1944), идеи которой получили дальнейшее развитие в работах Л. В. Белоусова (1970) (см. главу 14). Из современных можно отметить работы Р. Тома (1968), основанные на топологических представлениях.

Одна из первых неформальных моделей морфогенеза была предложена в 1952 г. А. Тьюрингом. Он показал, как группа одинаковых клеток, имеющая симметричную форму, например сферическую, может развиваться в более сложную структуру. Кроме того, он выяснил, как из клеточного кольца может возникнуть фигура с тремя или четырьмя лепестками.



**ДЖОН ФОН НЕЙМАН**  
(1903—1957)

Другая группа моделей, основанных на анализе взаимодействия автоматов, имитирует устойчивость эмбриогенеза. В частности, рассмотрены группы взаимодействующих автоматов, образующих некоторую дифференцированную структуру, в которой при удалении части этих автоматов оставшиеся вновь образуют такую же структуру, только меньшего размера (М. Л. Цетлин, 1964; Л. Вольперт, 1968; М. Аптер, 1970).

Сопоставление взаимодействия между клетками в процессе их развития с взаимодействием в группе автоматов позволяет сделать некоторые выводы принципиального характера. Регуляция в подобной группе должна осуществляться за счет локального взаимодействия автоматов, так как в системе отсутствует единый центр, который рассылал бы команды всем компонентам группы. Модели децентрализованного управления, когда общая задача всей системы решается за счет локальных взаимодействий ее элементов, представляют большой интерес не только для описания процессов эмбриогенеза, но и для биологии в целом, так как они одинаково касаются процессов регуляции в клетке, в организме и в популяциях. Это пример моделей, создание которых вызвано не техникой, а биологией. Подобные модели изучались И. М. Гельфандом, М. Л. Цетлиным (1966), а также Д. Мичи и Р. Чемберсом (1968).

### **Регуляция функциональных процессов в организме**

Проникновение в биологию идей теории управления, пожалуй, в наибольшей степени повлияло на изучение физиологических процессов у животных. Появилось большое количество работ, в которых с позиций автоматического регулирования были исследованы особенности регулирования в системах кровообращения и дыхания, поддержания равновесия, регулирования содержания сахара в крови, работы глазодвигательной системы, регулирования температуры тела и т. д. С этой же точки зре-

ния были изучены и некоторые простейшие формы поведения, например, оптокинетические реакции насекомых<sup>1</sup>.

Использование принципов регуляции стимулировало постановку новых экспериментов и в ряде случаев привело к лучшему пониманию работы биологических систем. Так, на основе анализа регулирования размеров зрачка был поставлен следующий изящный эксперимент. Пучок света направлялся на зрачок так, что одна его часть попадала внутрь зрачка, а другая проходила за его пределами. Сужение зрачка в этом случае приводит к снижению интенсивности света, попадающего в глаз, вследствие чего он вновь расширяется, пропуская большее количество лучей. Испытуемый ощущает при этом только периодические колебания интенсивности света.

Анализ процессов управления в физиологических системах показал, что эти системы почти всегда оказываются многоконтурными и содержат много параллельно работающих цепей и обратных связей. Возникающие при этом трудности аналогичны трудностям анализа системы биохимических реакций в клетке и межклеточных взаимодействий.

В настоящее время выдвинут ряд принципов, позволяющих в какой-то мере обойти указанные трудности. Так, еще Н. А. Бернштейн (1947) сформулировал задачу управления движениями как борьбу с лишними степенями свободы. В работах И. М. Гельфанда и других (1966) было показано, что при решении той или иной задачи степени свободы оказываются связанными между собой, и ими можно управлять как единым целым. При этом некоторая группа мышц и суставов объединяется в более или менее автономный блок.

Другой важный принцип управления сложными системами — иерархическая структура системы управления. Применительно к проблеме координации движений этот принцип был подробно обоснован Н. А. Бернштейном (1947). Преимущества иерархической структуры были рассмотрены также А. А. Ляпуновым (1963).

Таким образом, вырабатывается новая система понятий, характерных для биологических систем управления — блочный принцип управления, иерархичность структуры управления, достижение цели за счет локального взаимодействия элементов и т. д.<sup>2</sup> Вместе с тем поднимаются и новые, пока еще нерешенные вопросы, в частности, вопрос о том, каким образом одна и та же система при помощи одних и тех же исполнительных механизмов может решать большое количество разнообразных задач.

### **Моделирование взаимоотношений организма со средой. Математическая психология**

Исследованиям целостного поведения живых систем положили начало работы по изучению внешних проявлений процесса обучения и связанного с ним рефлекторного поведения.

В 50-х годах XX в. Г. Уолтер, А. Оэтингер и др.<sup>3</sup> разработали ряд моделей условно-рефлекторного поведения, воспроизводящих явления обучения и забывания при выработке простейших условных рефлексов.

<sup>1</sup> См.: Сб. «Процессы регулирования в биологии». М., ИЛ, 1960.

<sup>2</sup> См.: С. В. Фомин, М. Б. Беркинблит. Математические проблемы в биологии. М., «Наука», 1973.

<sup>3</sup> См.: М. Г. Гаазе-Ранопорт. Автоматы и живые организмы. М., 1964.



Эти модели дали возможность установить перечень необходимых функциональных элементов, которыми должна располагать система для реализации этого вида деятельности, и послужили прототипами при создании простых технических адаптивных систем.

Первая модель, позволившая упрощенно воспроизвести и изучить возможные нейронные механизмы обучения, была разработана в 1954 г. американцами Б. Дж. Фэрли и У. А. Кларком. Это была математическая модель нервной сети, изучавшаяся при помощи электронной вычислительной машины. Модель представляла собой сеть нейронов со случайными связями, которые должны были при внешнем возбуждении определенной группы входных нейронов вызвать систематическое возбуждение определенной группы выходных нейронов. Требуемое состояние достигалось в процессе обучения путем изменения эффективности межнейронных связей и порогов возбуждения нейронов. Значение работы Фэрли и Кларка заключалось и в том, что она породила целую серию дальнейших исследований, основанных на представлении об обучающихся нейронных сетях.

Р. Бёрль (1956) рассмотрел нейронную сеть со случайными связями, по которой могут распространяться незатухающие волны. Оказалось, что в области, через которую идет волна, возбуждаются лишь нейроны с наиболее низким порогом. Если волны возникают в двух точках (совпадение во времени двух волн раздражителей), то в сети появляется область пересечения двух волн, в которой за счет суммации могут возбудиться и нейроны с более высоким порогом раздражения. Приняв, что чувствительность клеток после срабатывания в течение некоторого времени остается повышенной (свойство, эквивалентное проторению путей), удастся после нескольких сочетаний обоих раздражителей применением только одного из них породить в среде волну, соответствующую второму. Снижение порогов после возбуждения является, по Берлю, тем механизмом памяти, который обеспечивает обучение и его частный случай — выработку условных рефлексов.

Другая модель выработки условных рефлексов, классификации раздражителей и обучения была предложена А. М. Аттли (1956). Процесс обучения в ней реализуется путем вычисления условных вероятностей. Аттли считал, что многочисленные связи между элементами, необходимые для работы модели, возникают случайно. С 1957 г. начала выходить серия работ Ф. Розенблатта, посвященная использованию для узнавания образов сетей со случайными связями между элементами, эффективность действия которых друг на друга изменяется в результате обучения. Подобные системы вслед за Розенблаттом стали называть перцептронами.

В рамках общей проблемы обучения вопросы узнавания (распознавания) образов занимают особое место. К задаче узнавания сводится большое число психических функций, таких, как принятие решений, требующее распознавания ситуации, проблема обобщения и выработки понятий, также связанная с узнаванием и различением. Эти вопросы затрагиваются в многочисленных исследованиях.

Задачи распознавания образов выходят за пределы чисто биологических исследований и в настоящее время тесно смыкаются с техническими (бионическими) проблемами конструирования различных распознающих систем и устройств (для чтения текстов, восприятия речи, автоматического диагноза, анализа крови и т. п.).



Значение перцептронов состоит еще и в том, что они являются одной из первых моделей распознающей системы, не содержащей врожденных, «жестких» механизмов классификации и способной обучаться распознаванию различных образов из довольно широкого класса. В основе схемы перцептрона лежат идеи модели Фэрли и Кларка, дополненные представлениями о слоистой структуре сетчатки. Первый слой образуют рецепторные элементы, случайно связанные с элементами второго слоя — ассоциативными, которые воздействуют на элементы третьего слоя — выходные. После проекции образа на слой рецепторов срабатывает какой-то из выходных элементов. Если он соответствует образу, который действовал на рецепторы, то эффективность связей, которые были при этом активированы, возрастает; в случае ошибки эффективность сработавших связей ослабевает.

В работах Ф. Розенблатта (1959), В. М. Глушкова (1962) и других были выяснены реальные возможности и недостатки трехслойных перцептронов. Исследовались также и более сложные многослойные перцептроны с возвратными связями. Одним из принципиальных недостатков перцептрона, обусловленных наличием большого числа случайных связей между элементами, является довольно медленное обучение. Впрочем, эта же конструктивная особенность обеспечивает их надежность: выход из строя нескольких элементов перцептрона на качество его работы сказывается незначительно.

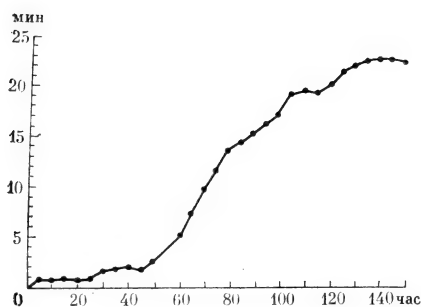
Важное направление в теории сетей, моделирующих деятельность мозга, развивается в последние годы Г. Бриндли и Д. Марром (1969).

Процесс обучения можно анализировать и с иной точки зрения. Так, в работах Р. Буша и Ф. Мостеллера (1955), Р. Аткинсона, Г. Бауэра и Э. Кротерса (1965) обучение рассматривается как некоторый стохастический процесс анализа ситуаций и выбора решений. Их исследования базируются на попытках формального анализа психологических особенностей обучения и образуют комплекс, получивший название математической психологии. В этой области также построен ряд интересных математических моделей.

Всякая модель обучения рассматривает взаимодействие обучающейся конструкции (сети, автомата, программы) и внешней среды. М. Л. Цетлиным (1961) предложена и проанализирована модель обучения конечного автомата в случайной среде. Биологическим аналогом процесса такого рода может быть обучение животного в Т-образном лабиринте, когда за поворот вправо и влево животное штрафуеться случайным образом с разными вероятностями. Цетлин предложил простую конструкцию автомата, который обучается вести себя в таких условиях оптимальным образом. В его работах рассмотрен ряд примеров коллективного поведения простейших автоматов и показано, что системы из достаточно простых элементов, обладающих небольшими возможностями, способны реализовать достаточно сложные формы «целесообразного» поведения.

Важное значение в организации и управлении поведением имеют механизмы предсказания, учитывающие характер изменения ситуации. Концептуальной моделью такого механизма (предиктора) является положение об «акцепторе действия» П. К. Анохина (1933). В работе Л. В. Крушинского (1966) и других авторов предложена модель экстраполяционно-го рефлекса как одного из видов прогнозирующего поведения.

Н. А. Бернштейн (1961) подробно разработал идею, согласно которой люди в процессе деятельности, а животные в процессе жизни формируют в мозгу некоторую модель внешнего мира, содержащую, в частности, план будущего поведения. Эта модель развивается по мере приобретения опыта.



Кривая обучения коллектива автоматов (по Д. Мичи и Ф. Чемберсу, 1968)

По оси ординат — время до совершения ошибки, по оси абсцисс — время обучения системы

В последние десятилетия активно ведутся работы по исследованию эвристической деятельности, т. е. процесса поиска нового или принятия решения при неполноте информации о среде. Моделирование здесь используется прежде всего для воспроизведения функции мышления при решении отдельных классов интеллектуальных задач<sup>1</sup>.

Дж. Лоулином (1962) была предпринята попытка создания обучающейся программы, моделирующей некоторые типологические особенности личности, в частности, эмоции (желания, страх и гнев), от которых зависит поведение (приближение к объекту, убежание, нападение). Кроме того, поведение модели зависит от прошлого опыта: в зависимости от ее поступков в той или иной ситуации она получает приятные, неприятные или безразличные ощущения. Варьируя систему обучения, экспериментатору удалось получить на одной и той же модели два различных вида поведения — пассивное (трусливое), когда модель старалась избегать нового «риска», и активное (агрессивное), при котором модель искала новые ситуации и не боялась риска. Были проведены эксперименты по переучиванию такой модели при переходе из дружественной среды во враждебную и наоборот<sup>2</sup>.

### Математические модели в генетике популяций и в теории эволюции

Эволюционный процесс можно рассматривать как процесс видového обучения или как процесс поиска оптимального состояния. При этом популяция выступает как регулируемая многопараметрическая система. Кроме того, эволюция может рассматриваться и как процесс группового поведения автоматов. С этой точки зрения, популяция — это совокупность «автоматов» (организмов), которые, взаимодействуя между собой и с внешней средой, решают свои собственные локальные задачи. Однако в результате такого взаимодействия система в целом решает некоторую интегральную задачу, например, приспособления вида к новой среде обитания. Ясно, что в данном случае речь идет о примере управления за счет локальных взаимодействий, так как у популяции нет централизованного управляющего механизма. Математическая теория эволюции развивалась независимо от теории управления на основе собственных задач и методов (дифференциальные уравнения, теория случайных процессов).

Математическое исследование генетики популяций является одним из важнейших направлений современной теоретической биологии. Основы математической теории генетики популяций были заложены работами

<sup>1</sup> См.: Сб. «Вычислительные машины и мышление». М., «Мир», 1967.

<sup>2</sup> См.: А. А. Братко. Моделирование психики. М., «Наука», 1969.

Г. Дженингса (1914—1917), С. Райта (1921—1932), Дж. Холдейна (1924—1932) и Р. Фишера (1928, 1930). Классическая работа в этой области принадлежит С. С. Четверикову (1926). В общей форме возникающая здесь задача может быть сформулирована так. Допустим, что данная популяция животных характеризуется определенным распределением генотипов и разной частотой встречаемости тех или иных признаков. Задан характер скрещивания в популяции и относительная жизнеспособность носителей этих признаков при тех или иных условиях. Требуется найти, как изменится в последующих поколениях распределение признаков при существовании популяции в данной (неизменной или меняющейся по определенному закону) среде. Простейший случай такой эволюционной задачи — вопрос о том, с какой скоростью будет происходить вытеснение некоторого исходного гена его аллелем, возникшим в результате мутации и имеющим селекционное преимущество. Основными факторами, влияющими на этот процесс, является частота мутирования и эффективность отбора. Фишер и Райт выяснили также роль размеров популяции и ограничения скрещивания внутри нее. Райт, кроме того, изучал влияние миграций. Роли миграций в изменении генофонда популяций посвящена работа А. Н. Колмогорова, И. Г. Петровского и Н. С. Пискунова (1937). А. Н. Колмогоров (1935) установил также отклонение от формулы Харди-Вейнберга в условиях ограниченного скрещивания, показав, что существует оптимум частичной изоляции, при котором скорость отбора максимальна. Качественные соображения о существовании такого оптимума были развиты А. А. Малиновским (1934).

Можно привести числовой пример, иллюстрирующий роль размеров популяции в эволюции, выявленную на моделях такого типа. Фишер показал, что если частота возникновения мутации  $1/1\ 000\ 000$ , а ее селективное преимущество  $1/100$ , то такая мутация будет закреплена в популяции из  $10\ 000\ 000$  особей уже через 25 поколений. В популяции же из  $10\ 000$  особей для этого потребуется 25 000 поколений — срок, за время которого мутация может утратить свою адаптивную ценность.

Идеи Холдейна, Фишера и Райта за последние годы получили развитие в разнообразных направлениях. Так, в работах Н. В. Тимофеева-Ресовского и Ю. М. Свирижева (1966) установлены механизмы, ведущие к устойчивому существованию полиморфных популяций, а в работах О. С. Кулагиной и А. А. Ляпунова (1966) рассмотрены механизмы дивергенции форм в популяциях.

Разработка математических вопросов генетики популяций интенсивно ведется за рубежом. В ряде работ изучен процесс эволюции при разных вариантах скрещивания, с учетом взаимодействия генов между собой, возрастного и полового состава популяции и т. д. Новое интересное направление развивает в последнее время японский ученый М. Кимура. Он проводит аналогию между эволюцией популяции и движением некоторой динамической системы, а затем, используя эту аналогию, стремится найти для описания эволюции принцип, аналогичный принципу наименьшего действия аналитической механики<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> См.: В. А. Ратнер. Математические модели в популяционной генетике.— В сб. «Математические методы в биологии». М., ВИНТИ, 1969.

## **Математические модели в экологии.**

### **Модели биогеоценозов**

Если популяция, объединяющая особей одного вида, является основным объектом математической генетики популяций, то основным объектом теоретической экологии служат сообщества разных видов животных и растений вместе с той физико-географической обстановкой, в которой они живут. Основная задача, возникающая перед исследователем в этой области — предсказание динамики численности видов, образующих биоценоз.

Достаточно сложная экологическая система, содержащая много видов, естественно оказывается системой с большим числом параметров; поэтому при ее моделировании исследователь сталкивается с теми же трудностями, какие существуют и в других областях биологии. Для исследования систем из большого числа описывающих их уравнений в теоретической экологии в последнее время все чаще применяются цифровые вычислительные машины.

Проблемы, возникающие при исследовании биоценозов, представляют для экологов и эволюционистов не только теоретический интерес. Построение соответствующей математической теории призвано дать ответ на ряд практически важных вопросов: прогнозирование численности промысловых животных и вредителей сельского хозяйства, допустимые нормы отлова и отстрела, вопросы оптимального использования природных ресурсов и охраны природы и др.

Начало применению математических методов в экологии было положено исследованиями А. Лотки (1924) и В. Вольтерры с сотрудниками (1926 и позднее) (см. также главу 17). В них рассматривалась динамика численности двух или нескольких видов, которая описывалась, как правило, системой нелинейных обыкновенных дифференциальных уравнений; число последних соответствовало количеству взаимодействующих видов. Исследование систем уравнений показало, что в группе из нескольких видов могут возникать периодические колебания численности («волны жизни»), были определены условия полного вымирания одного из видов и т. д. Естественно, что подобные модели по необходимости носят весьма упрощенный характер.

Вольтерра рассматривал и более сложные варианты моделей, в которых учитывались процессы внутривидовой конкуренции, влияние питания в предыдущий период и т. д. Исследования взаимоотношений двух видов с учетом ряда факторов были выполнены в 30-х годах в СССР П. Ф. Гаузе и В. В. Алпатовым на модельных популяциях простейших (в разработке соответствующей математической модели принимал участие А. А. Витт). Методами, сходными с разработанными Вольтеррой, были проанализированы также модели симбиоза, паразитизма, конкурентных отношений между видами, использующими одинаковую пищу и т. д.

В последнее время в Новосибирске выполнен важный цикл работ по моделированию биогеоценозов (И. А. Полетаев, 1966; и др.) В них учитываются не только взаимодействие организмов, но и их отношения с неорганической средой (учет потока солнечной энергии, запаса питательных веществ в почве). Для многих модельных биоценозов вольтерровские уравнения не имеют устойчивых решений, в то время как природные ценозы отличаются устойчивостью на протяжении длительных отрезков времени. Работы, выполненные группой новосибирских исследователей, показали, что модели, в которых учитывается роль неорганических фак-

торов, как правило, обладают устойчивыми решениями. И. А. Полетаев, кроме того, исследовал модели, в которых принималась во внимание сезонность поведения животных. Кинетика таких ценозов описывается дифференциальными уравнениями, коэффициенты которых в некоторые моменты дискретно изменяются.

В экологических моделях взаимодействующие виды считаются генетически однородными. В моделях генетики популяций, напротив, как правило, не учитываются экологические факторы. В настоящее время назрела необходимость совместного рассмотрения этих факторов, что делает создание математической теории эволюции видов и биоценозов крайне сложной, но зато и очень увлекательной проблемой.

\* \* \*

Рассмотренные примеры проникновения математических методов и математического метода мышления вообще в различные области биологических исследований показывают, что этот процесс, начавшийся в конце XIX в., интенсивно продолжается и еще весьма далек от завершения.

Большинство перечисленных направлений и исследований по существу являются лишь первыми шагами и, по-видимому, отражают лишь основные тенденции процесса прогрессирующей математизации биологии.

# ЛИТЕРАТУРА

## К главе 1

- Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н. Термиология. (Учебное пособие для ун-тов СССР). М., «Высшая школа», 1963.
- [Беллар К.] *Belar K.* Der Formwechsel der Protistenkern. Eine vergleichend-morphologische Studie. Jena, G. Fischer, 1926.
- [Беллерс А.] *Bellairs A.* The life of reptiles, v. I—II. N. Y., 1970.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1—3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948—1949.
- [Берндт Р., Майзе В.] *Berndt R., Meise W.* Naturgeschichte der Vögel, Bd. I—III. Stuttgart, 1959—1966.
- [Брюс Ч. Т., Меландер А. Л., Карпентер Ф. М.] *Brues Ch. Th., Melander A. L., Carpenter F. M.* Classification of insects.—Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll., 1954, 108.
- Быховский Б. Е. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей.—Изв. АН СССР, серия биол., 1937, 4.
- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.
- [Ван Тайн Дж., Бергер А. Дж.] *Van Tyne J., Berger A. J.* Fundamentals of ornithology. N. Y., Wiley, 1959.
- [Вебер Х.] *Weber H.* Grundriss der Insektenkunde. Jena, Fischer, 1974.
- [Винклер А.] *Winkler A.* Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae. Wien, 1924—1932.
- [Гойн К. Дж., Гойн О. Б.] *Goin C. J., Goin O. B.* Introduction to herpetology. San-Francisco — London, 1962.
- [Грелл К. Г.] *Grell K. G.* Protozoology. Berlin, Springer Verl., 1973.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А. Млекопитающие фауны СССР, ч. 1—2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд-во ЛГУ, 1961.
- Даревский И. С. Герпетология.—В сб. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- [Дарлингтон П. Дж.] *Darlington P. J.* Zoogeography: the geographical distribution of animals. N. Y.—London, 1957.
- [Дарлингтон П. Дж.] *Darlington P. J.* Drifting continents and Late Paleozoic geography.—Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 1964, 52, N 4.
- [Деламамар-Дебуттевилль К.] *Delamare-Deboutteville C.* Biologie des eaux souterraines littorales et continentales.—Actualités scient. et industr., 1960, N 1280.
- Дементьев Г. П. Задачи экологической классификации птиц и понятие о жизненных формах.—В сб. «Проблемы орнитологии». Изд-во Львовск. ун-та, 1964.
- Дементьев Г. П. Птицы нашей страны. Изд-во МГУ, 1962.
- [Догель В. А.] *Dogel V. A.* Polymerisation als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen.—Biol. Zbl., 1929, 49, H. 8.
- Догель В. А. Общая протозоология. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Изд-во ЛГУ, 1964.
- Догель В. А., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Советская протистология за двадцать лет (1917—1937).—Успехи соврем. биол., 1938, 8, вып. 1.
- Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись.—Труды Палеонтол. ин-та, 1950, 24.
- [Зейтц А.] *Seitz A.* Die Grossschmetterlinge der Erde. Systematische Beschreibung der bis jetzt bekannten Grossschmetterlinge der Erde. Stuttgart, 1906—1917.
- Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А., Карпевич А. Ф. Первые успехи реконструкции фауны Каспийского моря.—Зоол. журн., 1945, 24, вып. 1.
- Зенкевич Л. А., Бобринский Н. А. География животных. М., «Сов. наука», 1946.
- [Каль А.] *Kahl A.* Urtiere oder Protozoa. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). Tierwelt Deutschlands, Teile 18, 21, 25, 30 (1930—1939).
- [Камп Ч. Л.] *Camp Ch. L.* Classification of the lizards.—Bull. Amer. Museum Natur. History, 1923, 48.

- Кириченко А. Н.** Фауна России и сопредельных стран. Полужесткокрылые, т. VI, вып. 1. Птр., 1913.
- Кириченко А. Н.** Фауна России и сопредельных стран. Полужесткокрылые, т. VI, вып. 2. Птр., 1916.
- Кожов М. М.** Биология озера Байкал. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- [**Кроузон Р. А.**] *Crowson R. A.* The natural classification of the families of Coleoptera. London, 1955.
- Кузнецов Н. Я.** Фауна России и сопредельных стран. Чешуекрылые, т. I, вып. 2. Птр., 1929.
- [**Лемке Г., Уингстренд К.**] *Lemche H., Wingstrand K.* The anatomy of *Neopilina galathea* Lemche, 1957.—*Galathea Report*, 1959, 3.
- Майр Э.** Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.
- [**Маршалл А. Дж.**] *Marshall A. J.* Biology and comparative physiology of birds, v. I—II. N. Y.—London, 1960—1961.
- [**Мертенс Р.**] *Mertens R.* The world of amphibians and reptiles. N. Y., 1960.
- Мордвило А. К.** Фауна России и сопредельных стран. Насекомые. Полужесткокрылые, т. I, вып. 1—2. Птр., 1914, 1919.
- Невеская Л. А., Скалато О. А., Старобогатов Я. И., Эбертин А. Г.** Новые представления о системе двусторчатых моллюсков.—*Палеонтол. журн.*, 1971, № 2.
- Огнев С. И.** Звери Восточной Европы и Северной Азии, т. I, II, VII. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1928—1950.
- Определитель насекомых Европейской части СССР**, т. I—V. М.—Л., «Наука», 1964—1970.
- Определитель паразитов пресноводных рыб СССР**. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Павловский Е. Н.** Природная очаговость трансмиссивных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией зооантропонозов. М.—Л., «Наука», 1964.
- Полянский Ю. И., Стрелков А. А.** 30 лет советской протистологии.—*Зоол. журн.*, 1947, 26, вып. 5.
- Проблемы почвенной зоологии. Материалы III Всес. совещ.** М., «Наука», 1969.
- [**Ренш В.**] *Rensch B.* Die Geschichte des Sundabogens. Eine tiergeographische Untersuchung. Berlin, 1936.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П.** Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых.—*Труды Зоол. ин-та АН СССР*, 1935, 2, вып. 2—3.
- [**Симпсон Г. Г.**] *Simpson G. G.* The major features of evolution. N. Y., Columbia Univ. Press, 1953.
- [**Снодграсс Р. Э.**] *Snodgrass R. E.* Principles of insect morphology. N. Y.—London, 1935.
- Старобогатов Я. И.** Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., «Наука», 1970.
- Стратиграфическое значение антропоновой фауны мелких млекопитающих.** Сборник статей. М., «Наука», 1965.
- Суханов В. Б.** Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных животных. М., «Наука», 1968.
- [**Таксен С. Л.**] *Tuxen S. L.* Taxonomist's glossary of genitalia in insects. Copenhagen, 1956.
- Теленга Н. А.** Сем. Braconidae. Фауна СССР. Насекомые перепончатокрылые, т. V, вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936.
- Терентьев Н. В.** Герпетология. Учение о земноводных и пресмыкающихся. М., «Высшая школа», 1961.
- [**Финлей Ч.**] *Finlay Ch.* Yellow fever: its transmission by means of the *Culex* mosquito.—*Amer. J. Med. Sci.*, 1886, N 184.
- [**Фишер Дж., Петерсон Б. Т.**] *Fisher J., Peterson B. T.* The world of birds. N. Y., 1964.
- [**Хаббс К. Л.**] *Hubbs C. L.* Zoogeography. Washington, 1958.
- [**Хайльманн Г.**] *Heilmann G.* The origin of birds. London, 1926.
- [**Хаксли Дж. С.**] *Huxley J. S.* The new systematics. London, 1941.
- [**Хартреп Э.**] *Hartert E.* Die Vögel der Pa-läarktischen Fauna, Bd. I—III. Berlin, 1904—1922.
- [**Хейнрот О., Хейнрот Г.**] *Heinroth O., Heinroth H.* Die Vögel Mitteleuropas, Bd. I—IV. Berlin, 1926—1931.
- Шванвич Б. Н.** Курс общей энтомологии. М.—Л., «Сов. наука», 1949.
- Шварц С. С.** Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969.
- Шмальгаузен И. И.** Происхождение наземных позвоночных. М., «Наука», 1964.
- Штегман Б. К.** Основы орнитогеографического деления Палеарктики. «Фауна СССР». Нов. серия, № 19. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.
- Юдин К. А.** Филогения и классификация ржанкообразных. Фауна СССР, нов. серия, № 91. М.—Л., «Наука», 1965.
- [**Юнк В., Шенклинг С.**] *Junk W., Schenkling S.* Catalogus Coleopterorum, part 1—140. Berlin, 1910—1940.
- Якобсон Г. Г.** Жуки России и Западной Европы, вып. I—XI. СПб.—Пгр., 1905—1915.
- [**Ямагути С.**] *Yamaguti S.* Systema Helminthum, v. 1—5. N. Y.—London, Interscience Publ., 1958—1963.
- Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreiches (in 13 Bd.).** Grzimek B. (Hrsg.). Zürich, Kindler Verlag, 1967—1970.



- [Амберже Л.] *Emberger L. Les végétaux vasculaires.* Paris, 1960.
- Базилевская Н. А., Белоконов И. П., Щербакоева А. А. Краткая история ботаники. М., «Наука», 1968.
- [Бауэр Ф. О.] *Bower F. O. Sixty years of botany in Britain.* London, 1938.
- [Бертран П.] *Bertrand P. Les végétaux vasculaires. Introduction à l'étude de l'anatomie comparée, suivie de notes originales par P. Bertrand.* Paris, 1947.
- [Бесси Ч.] *Bessey Ch. The phylogeny and taxonomy of angiosperms.*—*Bot. Gaz.*, 1897, 24.
- Благовощенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., «Наука», 1966.
- Буш Н. А. Курс систематики высших растений. М., Гос. учебн.-пед. изд-во, 1944.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов, 1920.
- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции. М.—Л., Сельхозгиз, 1935.
- Вага А. Я. Филема органического мира.—*Бот. журн.*, 1952, № 5.
- [Ветштейн Р.] *Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik, Bd. 1—2.* Wien, 1901—1908.
- Виноградов И. С. Сокращенное изложение системы покрытосеменных. *Compendium Systematis Angiospermarum.*—В сб. «Проблемы ботаники», вып. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Вульф Е. В. Историческая география растений. История флор земного шара. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1944.
- [Гёбель К.] *Goebel K. Organographie der Pflanzen.* 3-te Aufl., T. 1—5. Jena, 1928—1933.
- Голенкин М. И. Курс высших растений. М.—Л., Биомедгиз, 1937.
- Гроссгейм А. А. Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси, «Мецниереба», 1966.
- [Дарлингтон К. Д.] *Darlington C. D. Chromosome botany.* London, 1956.
- Еленкин А. А. Флора мхов Средней России. Юрьев, 1909.
- Козо-Полянский В. М. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж, «Природа и культура», 1922.
- [Лам Г.] *Lam H. Classification and the new morphology.*—*Acta biotheoretica*, 1948, 8, N 4.
- [Лоренс Дж.] *Lawrence G. N. M. Taxonomy of vascular plants.* N. Y., 1951.
- [Лотси И.] *Lotsy J. P. Vorträge über botanische Stammesgeschichte.* Jena, 1907—1911.
- [Меу К., Цигеншпек Г.] *Mez C., Ziegen-*

- spëck H. Der Königsberger serodiagnostische Stammbaum.*—*Bot. Arch.*, 1926, 13, H. 5—6.
- Первушина Н. В. Роль теломной теории в развитии взглядов на цветок покрытосеменных.—*Труды Бот. ин-та им. В. Л. Комарова*, 1957, серия 7, вып. 4.
- [Плантефоль Л.] *Plantefol L. La théorie des hélices foliaires multiples. Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle.*—*Ann. sci. natur.*, 1946—1947, 7—8.
- [Плантефоль Л.] *Plantefol L. Fondements d'une théorie florale nouvelle. L'ontogenie de la fleur.* Paris, 1949.
- Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- [Рид Г.] *Reed H. A short history of the plant sciences.* Waltham, 1942.
- Синнот Э. В. Морфогенез растений. М., ИЛ, 1963.
- Старостин Б. А. Филогенетика растений и ее развитие. Системы покрытосеменных растений в СССР. М., «Наука», 1970.
- [Стеббинс Дж. Л.] *Stebbins G. L. Natural selection and the differentiation of Angiosperm families.*—*Evolution*, 1951, 5, N 4.
- Татаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., «Наука», 1966.
- [Уилсон К.] *Wilson C. The telome theory.*—*Bot. Rev.*, 1953, 19, N 7.
- [Уокер Э.] *Walker E. A bibliography of Eastern Asiatic botany.* Jamaica Plain, 1938.
- [Хаята Б.] *Hayata B. The natural classification of plants according to the dynamic system.*—*Icones Plantarum Formosae*, 1921, N 10.
- [Циммерманн В.] *Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Überblick über Tatsachen und Probleme.* Jena, 1930.
- [Шадефо М., Амберже Л.] *Chadefaud M., Emberger L. Traité de botanique. Systématique, t. 1. Les végétaux non vasculaires.* Paris, 1960.
- [Энглер А.] *Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien.* 9-te u. 10-te Aufl. Berlin, 1924.

## К главе 3

- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., «Медицина», 1968.
- Баркрофт Дж. Основные черты архитектуры физиологических функций. М.—Л., Биомедгиз, 1937.
- Беритов И. С. К развитию физиологии центральной нервной системы в Советском Союзе за 40 лет.—*Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова*, 1957, 43, № 11.

- Бехтерев В. М.* Избранные произведения. М., «Медгиз», 1954.
- Бирюков Д. А., Михайлов В. П.*, Эволюционно-морфологические и физиологические основы развития советской медицины. Л., «Медицина», 1967.
- [*Будденброк В.*] *Buddenbrock W.* Grundriss der vergleichenden Physiologie. Berlin, 1928.
- Быков К. М.* Избранные произведения, т. I—III. М., «Медгиз», 1953—1954.
- Введенский Н. Е.* Возбуждение, торможение и наркоз. Статьи 1901—1920 гг.— Полн. собр. соч., т. IV. Изд-во ЛГУ, 1963.
- Гилл А. В.* Работа мышц. М.—Л., Госиздат, 1929.
- Гинцеинский А. Т.* Химическая передача нервного импульса и эволюция мышечной функции. Л., «Наука», 1970.
- [*Гранит Р.*] *Granit R.* Charles Scott Sherrington. London, 1966.
- Завадовский М. М.* Пол и развитие его признаков. М., 1922.
- И. П. Павлов* в воспоминаниях современников. Л., «Наука», 1967.
- [*Йордан Г.*] *Jordan H.* Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. Berlin, 1929.
- Карамян А. И.* Методологические основы эволюционной нейрофизиологии. Л., «Наука», 1969.
- Квасов Д. Г., Федорова-Грот А. К.* Физиологическая школа И. П. Павлова. Л., «Наука», 1967.
- Коштоянц Х. С.* Физиология и теория развития. М., Госмедиздат, 1932.
- Коштоянц Х. С.* Очерки по истории физиологии в России. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
- Коштоянц Х. С.* Основы сравнительной физиологии, т. I—II. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951—1957.
- Крепс Е. М.* Развитие эволюционной физиологии и эволюционной биохимии в СССР.— Журн. эволюционной биохим. и физиол., 1967, 3, № 5.
- Крид Р., Денни-Броун Д., Икклс И., Лидделл Е., Шеррингтон Ч.* Рефлекторная деятельность спинного мозга. М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- Крос А.* Анатомия и физиология капилляров. М., 1927.
- Кэннон У.* Физиология эмоций. Л., «Прибой», 1927.
- Лазарев И. П.* Ионная теория возбуждения живых тканей.— Соч., т. II. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Ленглей Дж.* Автономная нервная система, ч. I. М.—Л., Госиздат, 1925.
- [*Лидделл Е. Г.*] *Liddell E. G.* The discovery of reflexes. Oxford, 1960.
- [*Лукас К.*] *Lucas K.* The conduction of the nervous impulse. London, 1917.
- Магнус Р.* Установка тела. Экспериментально-физиологические исследования отдельных определяющих установку тела рефлексов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Майоров Ф. П.* История учения об условных рефлексах. Опыт работы павловской школы по изучению высшего отдела головного мозга. М., Изд-во АН СССР, 1948.
- Методологические вопросы физиологии высшей нервной деятельности. Л., «Наука», 1970.
- Мэгун Г.* Бодрствующий мозг. М., «Мир», 1965.
- Орбели Л. А.* Избранные труды, т. I—V. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961—1968.
- Павлов И. П.* Полн. собр. соч., т. I, III—VI. М., Изд-во АН СССР, 1951—1952.
- Правдич-Неминский В. В.* Электроперебродграфия, электромиография и значение ионов аммония в жизненных процессах организма. Л., Медгиз, 1958.
- [*Прейер В.*] *Preyer W.* Spezielle Physiologie des Embrios. Leipzig, 1885.
- Проссер Л., Браун Ф.* Сравнительная физиология животных. М., «Мир», 1967.
- Самойлов А. Ф.* Избранные труды. М., «Наука», 1967.
- Соболев Л. В.* К морфологии поджелудочной железы. М., Медгиз, 1950.
- Уголев А. М.* Пищеварение и его приспособительная эволюция. М., «Высшая школа», 1961.
- Уголев А. М.* Физиология и патология пристеночного (контактного) пищеварения. Л., «Наука», 1967.
- Успехи биологических наук в СССР за 25 лет (1917—1942). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945.
- Ухтомский А. А.* Собрание сочинений, т. I—VI. Изд-во ЛГУ, 1950—1962.
- Ферварн М.* Общая физиология. Основы учения о жизни, т. I—II. М., 1910.
- Функ К.* Витамины, их значение для физиологии и патологии. М., 1922.
- Чаговец В. Ю.* Избранные труды. Киев, Изд-во АН УССР, 1957.
- Чебоксаров М. Н.* О секреторных нервах надпочечников. М., Медгиз, 1940.
- Шеррингтон Ч.* Интегративная деятельность нервной системы. Л., «Наука», 1969.
- [*Шеррингтон Ч.*] *Sherrington Ch.* Man on his nature. London, 1946.
- Эдриан Э. Д.* Основы ощущений. Деятельность органов чувств. Пер. с англ. под ред. А. Ф. Самойлова. М., Госмедиздат, 1931.
- Эдриан Э. Д.* Механизм нервной деятельности (электрофизиологическое изучение нерва). М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- [*Экклс Дж.*] *Eccles J.* The neurophysiological basis of mind. The principles of neurophysiology. Oxford, 1953.
- The historical development of physiological tough. Brooks Ch. Cranefield P. F. (Eds). N. Y., 1959.

- Вagner В. А. Биологические основания сравнительной психологии, т. I, II. СПб., 1914.
- Дарвин Ч. О выражении ощущений у человека и животных.— Собрание сочинений, т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1953.
- [Карпентер Ч.] *Carpenter Ch. R.* Societies of Monkeys and Apes.— Biol. Symposia, 1942, 8.
- [Крук Дж.] *Crook J. H.* Social Organisation and the Environment. Aspects of contemporary social ethology.— Anim. Behav., 1970, 18.
- [Крэг В.] *Craig W.* Appetites and aversions as constituents of instincts.— Biol. Bull., 1918, 34.
- [Лейхаузен Р.] *Leyhausen P.* Verhaltensstudien an Katzen.— Z. Tierpsychol., 1956, 2.
- [Лоренц К.] *Lorenz K.* Der Kumpau in der Umwelt des Vögels.— J. Ornithol., 1935, 85.
- [Лоренц К.] *Lorenz K.* Über die Bildung des Instinkt-begriffes.— Naturwiss. Jahrb. 1937, 25.
- [Лоренц К.] *Lorenz K.* Vergleichende Verhaltensforschung.— Zoolog. Anz., Suppl., 1939, 12.
- [Лоренц К.] *Lorenz K.* Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden.— J. Ornithol., 1941, 89.
- [Лоренц К.] *Lorenz K.* Evolution and modification of behaviour. London, 1965.
- [Пауль У. В.] *Paul U. V.* Vom Wirkungsgefüge der Triebe.— Naturwissenschaften, 1960, 47.
- [Темброк Г.] *Tembrock G.* Verhaltensforschung. Eine Einführung in die Tier-Ethologie. Jena, Fischer, 1964.
- [Тинберген Н.] *Tinbergen N.* The study of instinct. Oxford, 1955.
- [Тинберген Н.] *Tinbergen N.* The Herring Gull's World. N. Y., 1961.
- [Уитмен Ч.] *Whitman Ch. O.* The behaviour of pigeons.— Publ. Carnegie Inst., 1919, N 257.
- [Хайнрот О.] *Heinroth O.* Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Physiologie der Anatiden.— Verhandl. 5. Internat. Ornithol. Kongr., 1910.
- [Хесс Э.] *Hess E. H.* Ethology — approach to the full analysis of behaviour.— In «New direction in Psychology». Holt, Rinehard and Winstoun, 1962.
- [Эйбл-Эйбесфельдт И.] *Eibl-Eibesfeldt I.* Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. München, 1967.
- [Эйбл-Эйбесфельдт И., Крамер С.] *Eibl-Eibesfeldt I., Kramer S.* Ethology, the comparative study of animal behaviour.— Quart. Rev. Biol., 1958, 33, N 3.

- Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- [Блекман Ф.] *Blackman F.* Optima and limiting factors.— Ann. Bot., 1905, 19.
- Бойсен-Йенсен П. Ростовые гормоны растений. М.— Л., Биомедгиз, 1938.
- Бос Д. Ч. Избранные произведения по раздражимости растений, т. 1—2. М., «Наука», 1964.
- Брандт А. Б., Тагеева С. В. Оптические параметры растительных организмов. М., «Наука», 1967.
- Бриллиант В. А. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растения. Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов («Физиологические часы»). М., ИЛ, 1961.
- [Варбург О.] *Warburg O.* Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlen-säurezersehung in lebenden Zellen.— Biochem. Z., 1920, 103.
- Васильев И. М. Зимовка растений. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- [Вент Ф. В., Тиман К. Ф.] *Went F. W., Thiman K. V.* Phytohormones. N. Y., 1937.
- [Вильштеттер Р., Штоль А.] *Willstätter R., Stoll A.* Untersuchungen über das Chlorophyll. Berlin, 1913.
- Виноградов А. П. Изотопы кислорода и фотосинтез. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Воскресенская Н. П. Фотосинтез и спектральный состав света. М., «Наука», 1965.
- Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. — Труды Ин-та физиол. растений АН СССР 1946, 5, вып. 1.
- Генкель П. А., Кушниренко С. В. Холодостойкость растений и термические способы ее повышения. М., «Наука», 1966.
- Годнев Т. Н. Хлорофилл. Его строение и образование в растении. Минск, Изд-во АН БССР, 1963.
- Грин Д. Е. Структура и функция субклеточных частиц.— Труды V Международного биохим. конгр. Пленарные заседания. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Гуринович Г. П., Севченко А. Н., Соловьев К. Н. Спектроскопия хлорофилла и родственных соединений. Минск, «Наука и техника», 1968.
- [Дави-де-Вирвиль А.] *Davy de Virville A.* Histoire de la botanique en France. Paris, 1954.
- Джеймс В. О. Дыхание растений. М., ИЛ, 1956.
- Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М., «Наука», 1968.

- Зёдинг Г. Ростовые вещества растений. М., ИЛ, 1955.
- [Кальвин М.] Calvin M. The path of carbon in photosynthesis.— Science, 1962, 135.
- Клешнин А. Ф. Растение и свет. Теория и практика светокультуры растений. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Колосов И. И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., «Высшая школа», 1959.
- Костычев С. П. Избранные труды по физиологии и биохимии микроорганизмов, т. 1—2. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Крафтс А., Карриер Х., Стокин К. Вода и ее значение в жизни растений. М., ИЛ, 1951.
- Кребс Г. А., Корнберг Г. Превращения энергии в живых системах. М., ИЛ, 1959.
- Крокер В. Рост растений. М., ИЛ, 1950.
- Курсанов А. Л. Внутренняя организация физиологических процессов у растений.— В сб. «Глазами ученого. От Земли до Галактики, к ядру атома, от атома до молекулы, от молекулы до организма». М., Изд-во АН СССР, 1963.
- [Левит Дж.] Levitt J. A sulphhydryl-disulfide hypothesis of frost injury and resistance in plants.— J. Theoret. Biol., 1962, 3, N 3.
- Леопольд А. К. Рост и развитие растений. М., «Мир», 1968.
- Любименко В. Н. Избранные труды, т. 1—2. Киев, Изд-во АН УССР, 1963.
- Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1—2. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- [Мёбиус М.] Möbius M. Geschichte der Botanik. Jena, 1937.
- Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. Л.— М., Сельхозгиз, 1961.
- Ничипорович А. А. Световое и углеродное питание растений — фотосинтез. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Овчаров К. Е. Витамины растений. М., «Колос», 1964.
- Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Палладин В. И. Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Пенман Х. Л. Растения и влага. Л., Гидрометеиздат, 1968.
- Поглазов Б. Ф. Структура и функции сократительных белков. М., «Наука», 1965.
- Проценко Д. Ф. Морозостойкость плодовых культур СССР. Изд-во Киевск. ун-та, 1958.
- Прянишников Д. Н. Избранные сочинения, т. 1—4. М., Изд-во АН СССР, 1951—1955.
- Рабинович Ю., Говинджи. Роль хлорофилла в фотосинтезе.— В сб. «Молекулы и клетки», вып. 2. М., «Мир», 1967.
- Ратнер Е. И. Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем. Доложено 24 июля 1955 г. М., Изд-во АН СССР, 1958.
- [Рид Г.] Reed H. S. A short history of the plant sciences. Waltham, 1942.
- Рубин Б. А. Некоторые методологические проблемы физиологии растений.— Вопросы философии, 1966, № 7.
- Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Салаяев Р. К. Поглощение веществ растительной клеткой. М., «Наука», 1969.
- Сатклифф Дж. Ф. Поглощение минеральных солей растениями. М., «Мир», 1964.
- Семихатова О. А. Смена дыхательных систем. Критический анализ методов исследования. Л., «Наука», 1969.
- Сисакян Н. М. Биохимия обмена веществ. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Скулачев В. П. Аккумуляция энергии в клетке. М., «Наука», 1969.
- Строгонов Б. П. Структура и функции клеток растений при засолении. Новые подходы к изучению солеустойчивости. М., «Наука», 1970.
- Сухоруков К. Т. Физиология иммунитета растений. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Таусон В. О. Основные положения растительной биоэнергетики. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Теренин А. Н. Фотохимия хлорофилла и фотосинтез. Доложено на шестом ежегодном Баховском чтении 17 марта 1950 г. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- Трошин А. С. Проблема клеточной проницаемости. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- Туркова Н. С. Дыхание растений. Изд-во МГУ, 1963.
- [Уиверс Т.] Weevers Th. Fifty years of plant physiology. Amsterdam, 1949.
- Уоллес А. Поглощение растениями питательных веществ из растворов. М., «Колос», 1966.
- Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки. М., «Мир», 1968.
- [Фриз Р. Э.] Fries R. E. A short history of botany in Sweden. Uppsala, 1950.
- [Хилл Р., Виттингем К. П.] Hill R., Wittingham C. P. Photosynthesis. N. Y., 1958.
- Холодный Н. Г. Избранные труды, т. 1—3. Киев, Изд-во АН УССР, 1956—1957.
- Цвет М. С. Хромофиллы в растительном и животном мире. Варшава, 1910.
- Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. Доложено 3 июня 1964 г. М., «Наука», 1964.
- Шахов А. А. Солеустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Школьник М. Я. Микроэлементы в пита-

нии растений.— В сб. «Физиология сельскохозяйственных растений», т. 2. Изд-во МГУ, 1967.  
**Шмидт П. Ю.** Анабиоз. 4-е изд. М.—Л. Изд-во АН СССР, 1955.  
**[Штокер О.] Stocker O.** Die Dürre-resistenz.— In «Handbuch der Pflanzenphysiologie», Bd. 2, 3. Berlin, Springer Verlag, 1956.  
 Fifty years of botany. Golden jubilee volume of the Botanical Society of America. N. Y., 1958.

## К главе 6

**[Айд А.] Yhde A.** The Development of Modern Chemistry. N. Y.—London—Tokyo, 1966.  
**Бах А. Н.** Собрание трудов по химии и биохимии. М., Изд-во АН СССР, 1950.  
**Данилевский А. Я.** Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1960.  
**Джуа М.** История химии. М., «Мир», 1966.  
**[Кейлин Д.] Keylin D.** A History of cell Respiration and Cytochrome. Cambridge, 1966.  
**Костычев С. П.** Избранные труды по физиологии и биохимии микроорганизмов, т. 1—2. М., Изд-во АН СССР, 1956.  
**Крепс Е. М.** Сравнительная биохимия мышцы и эволюционное учение.— Природа, 1933, № 8—9.  
**Крепс Е. М.** Фосфолипиды клеточных мембран нервной системы в развитии животного мира. Л., «Наука», 1967.  
**Кривобоква С. С.** Биологическое окисление (исторический очерк). М., «Наука», 1971.  
**Ладенбург А.** Лекции по истории развития химии от Лавуазье до нашего времени. С присоединением «Очерка истории химии в России» Акад. П. И. Вальдена. Одесса, 1917.  
**[Либих Ю.] Liebig J.** Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikulture und Physiologie. Braunschweig, 1842.  
**[Либих Ю.] Liebig J.** Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikulture und Physiologie. Braunschweig, 1843.  
**Палладин В. И.** Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1960.  
**Парнас Я. О.** Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1960.  
**Сисакян Н. М.** Биохимия обмена веществ. М., Изд-во АН СССР, 1954.  
 Труды V Международного биохим. конгр. (Москва, 10—16 августа 1961). М., Изд-во АН СССР, 1962.  
**[Фишер Э.] Fischer E.** Untersuchungen über Aminosäuren. Polypeptide und Proteine, Bd. 1—2. Berlin, 1906—1927.  
**[Фишер Э.] Fischer E.** Untersuchungen über Kohlenhydrate und Fermente, Bd. 1—2. Berlin, 1909.  
**[Фойр К.] Voit C.** Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung.—

In «Handbuch der Physiologie», Bd. VI. Leipzig, 1881.  
**[Функ К.] Funk C.** Vitamine, ihre Bedeutung für die Physiologie und Pathologie. München, 1924.  
**Шамин А. Н.** Развитие химии белка. М., «Наука», 1966.  
**Шамин А. Н.** Химический синтез белка. М., «Наука», 1969.  
**Шамин А. Н.** Биокатализ и биокатализаторы (исторический очерк). М., «Наука», 1971.  
**[Шеврёль М.] Chevreul M. E.** Recherches chimiques sur les corps gras d'origine animale. Paris, 1823.

## К главе 7

**Алиханян С. И., Миндлин С. З.** Использование биохимических мутантов *Act. rimosus* для получения гибридных форм.— Докл. АН СССР, 1957, 114, № 5.  
**[Аллоуей Дж.] Alloway J. L.** The transformation in vitro of R-pneumococci into S-forms of different specific types by use of filtered pneumococcus extracts.— J. Exper. Med., 1932, 55.  
**[Бавендам В.] Bavendamm W.** Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süss- und Salzwassers. Jena, 1924.  
**[Баркер Х.] Barker H. A.** Bacteria fermentations. N. Y.—London, 1957.  
**[Бидл Г., Татум Э.] Beadle G. H., Tatum E.** Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora*.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1941, N 27.  
**Бирюзова В. И.** Митохондрии у бактерий.— Докл. АН СССР, 1960, 135.  
**Браун В.** Генетика бактерий. М., «Наука», 1968.  
**[Будер И.] Buder I.** Zur Kenntnis der *Thiospirillum jenense* und seiner Reaktionen auf Lichtreize.— Jahrb. wiss. Bot., 1915, 56.  
**Букин В. Н.** Витамин В<sub>12</sub>. М., Изд-во АН СССР, 1957.  
**[Ван-Итерсон В.] Van Iterson W.** Some electron-microscopical observations on bacterial cytology.— Biophys. acta, 1947, N 1.  
**[Ваксман С. А., Куртус Р.] Waksman S. A., Curtis R. E.** The occurrence of Actinomycetes in the soil.— Soil Sci., 1916, N 1.  
**[Ваксман С.] Waksman S. A.** Soil microbiology. N. Y., 1952.  
**[Ван-Ниль К.] Van Niel C. B.** On the morphology and physiology of the purple and green sulfur bacteria.— Arch. Mikrobiol., 1931, 3, N 1.  
**[Вейбулл С.] Weibull C.** Movement of bacterial flagella.— Nature, 1951, 167, N 4248.  
**[Веркман Ч.] Werkman Ch. H.** Heterotrophic assimilation of carbon dioxide.— Proc. 4 Internat. Congr. Microbiol., 1949.

- [Виланд Г.] Willand H. Über den Mechanismus der Oxydationsvorgänge.— Ber. chem. Ges., 1914, 47.
- [Вильсон П., Беррис Р.] Wilson P. W., Burris R. The mechanism of biological nitrogen fixation.— Bacteriol. Rev., 1947, 11.
- Гарден А. Алкогольное брожение. М., Сельхозгиз, 1933.
- [Гаффрион Х.] Gaffron H. Über den Stoffwechsel der schwefelfreien Purpurbakterien.— Biochem. Z., 1933, 260.
- Гельман Н. С., Лукоянова М. А., Островский Д. Н. Дыхательный аппарат бактерий. М., «Наука», 1966.
- [Герлах М., Фогель И.] Gerlach M., Vogel I. Stickstoffsammelnde Bakterien.— Zbl. Bacteriol., Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg., 1902, 2.
- [Гиббс М., Хоррекер Б.] Gibbs M., Horrecker B. L. The mechanism of pentose-phosphate conversion to hexosemonophosphate.— J. Biol. Chem., 1954, 208.
- [Гийерман А.] Gilliermond A. Les corpuscules métachromatiques ou grains de volutine.— Bull. Inst. Pasteur, 1906, 4.
- [Демерек М., Хартман П.] Demerec M., Hartman P. Complex loci in microorganisms.— Annual Rev. Microbiol., 1959, 13.
- [Доббел К.] Dobell C. Contributions to the cytology of the Bacteria.— Quart. J. Microscop. Sci., 1911, 56.
- [Добелл К.] Dobell C. Some recent work on mutation in microorganisms. II. Mutations in bacteria.— Genetics, 1912, 2.
- [Жакоб Ф., Вольтман Е.] Jacob F., Wolman E. Sexuality and the genetics of bacteria. N. Y.—London, 1961.
- Имшенецкий А. А. Строение бактерий. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- [Карнахан Д., Кастль Д.] Carnahan J. E., Castle J. E. Some requirements of biological nitrogen fixation.— J. Bacteriol., 1958, 75, N 2.
- [Киношита С.] Kinoshita S. The production of aminoacids by fermentation processes.— Adv. Appl. Microbiol., 1959, 1.
- [Клифтон Ч.] Clifton Ch. Oxidation-reduction potentials in cultures of *Staphylococcus aureus*.— J. Bacteriol., 1933, 25.
- Кондрагьева Е. Н. Фотосинтезирующие бактерии. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- [Краинский А.] Krainsky A. Die Actinomyceten und ihre Bedeutung in der Natur.— Zbl. Bacteriol., Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg. 1914, 2, N 41.
- Красильников Н. А. Лучистые грибки. М., «Наука», 1970.
- Крегович В. Л. Биохимия автотрофной ассимиляции азота. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Крисс А. Е. Морская микробиология (глубоководная). М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Кудрявцев В. И. Систематика дрожжей. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Кузнецов С. И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Кушнарев В. М. Электронная микроскопия и цитохимия мембранных структур кишечной палочки.— Докл. АН СССР, 1966, 170.
- [Ларсен Х.] Larsen H. On the culture and general physiology of the green sulfur bacteria.— J. Bacteriol., 1952, 64, N 2.
- [Ледерберг Дж., Ледерберг Е.] Lederberg J., Lederberg E. M. Replica plating and indirect selection of bacterial mutants.— J. Bacteriol., 1952, 63.
- [Лерман Л., Толмач Л.] Lerman L. S., Tolmach L. J. Genetic transformation. I. Cellular incorporation of DNA accompanying transformation in pneumococcus.— Biochem. et biophys. acta, 1957, 26.
- [Липманн Ф.] Lipmann F. Metabolic generation and utilization of phosphate bond energy.— Adv. Enzymol., 1941, 1.
- [Луриа С., Дельбрюк М.] Luria S. E., Delbruck M. Mutations of bacteria from virus sensitivity to virus resistance.— Genetics, 1943, 28.
- Любимов В. И. Биохимия фиксации молекулярного азота. М., «Наука», 1969.
- Мейсель М. Н. Функциональная морфология дрожжевых организмов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. Биологическая фиксация атмосферного азота. М., «Наука», 1968.
- [Найзи Г.] Knaysi G. The demonstration of nucleus in the cell of *Staphylococcus*.— J. Bacteriol., 1942, 43, N 3.
- [Очоа С.] Ochoa S. Biosynthesis of tricarboxylic acids by carbonyl dioxido fixation.— J. Biol. Chem., 1948, 174.
- [Парди А., Шахман Х. К., Станиер Р.] Pardee A. B., Schachman H., Stanier R. J. Chromatophore of *Rhodospirillum rubrum*.— Nature, 1952, 169.
- Перфильев Б. В., Габеев Д. Р. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Пешков М. А. Цитология бактерий. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955.
- Работнова И. Л. Роль физико-химических условий (рН и  $gH_2$ ) в жизнедеятельности микроорганизмов. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Рубан Е. Л., Вербина Н. М., Бутенко С. А., Озолин Р. К., Зарин Д. Г. Биосинтез аминокислот микроорганизмами. М., «Наука», 1968.
- [Свингл Д.] Swingl D. B. General bacteriology. N. Y., 1946.
- [Сермонти Г.] Sermonti G. Genetic recombination of *Streptomyces*.— Nature, 1955, 176.
- [Стокер Б.] Stocker B. Phage-mediated transduction. Recent progress in microbiology.— Sympos. VII Internat. Congr. Microbiol., Stockholm, 1958.



- [Умбрейт В.] *Umbreit W. W.* Advances in applied microbiology. N. Y., 1960.
- [Фурманн Ф.] *Fuhrmann F.* Die Geisseln von *Spirillum volutans*.—Zbl. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg., Abt. 2, 1940, 25, N 5—9.
- [Фитц-Жаме Ф.] *Fitz-James Ph. C.* Participation of the cytoplasmic membrane in the growth and spore formation of *Bacilli*.—J. Biophys. and Biochem. Cytol., 1960, 8.
- Фробишер М. Основы микробиологии. М., «Мир», 1965.
- [Хопвуд Дж., Сермонти Г.] *Horwood D. A., Sermonti G.* The genetics of *Streptomyces coelicolor*.—Adv. Genetics, 1962, 2.
- [Хотчкисс Р.] *Hotchkiss R. D.* Etudes chimiques sur le facteur transformant du pneumococcus.—Colloq. internat. Centre nat. rech. scient., 1948, 8.
- [Циндер Н.] *Zinder N.* Bacterial transduction.—J. Cell. and Compar. Physiol., 1955, suppl. 2, 45.
- Шапошников В. Н. Физиология обмена веществ микроорганизмов в связи с эволюцией функций. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- [Эфрусси-Тейлор Г.] *Ephrussi-Taylor H.* Current status of bacterial transformations.—Adv. virus Res., 1955, 3.
- Яковлев В. А., Левченко Л. А. О локализации дегидрогеназ, связанных с фиксацией азота у *Azotobacter vinelandii*.—Докл. АН СССР, 1964, 159.
- [Боррадейл Л.] *Borradaile L. A.* The animal and its environment. London, 1923.
- [Браун-Бланке И.] *Braun-Blanquet I.* Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin, 1928.
- [Брокман-Ерош Г., Рюбель Е.] *Brockmann-Jerosch H., Rübel E.* Pflanzengesellschaften der Erde. Bern—Berlin, 1930.
- Вавилов Н. И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина.—Сов. наука, 1940, № 2.
- Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых.—Зоол. журн., 1971, 50.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР, 1960.
- [Вудвелл Г.] *Woodwell G. M.* The ecological effects of radiation. London, 1963.
- Гаузе Г. Ф. Экспериментальное направление в изучении динамики популяций.—Зоол. журн., 1945, 24, вып. 4.
- Гербицкий Н. Л. Специфика и задачи экологической гистофизиологии как одного из направлений гистологических исследований.—Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1956, № 2.
- [Гессе Р., Олли У., Шмидт К.] *Hesse R., Allee W. C., Schmidt K. R.* Ecological animal geography. N. Y., 1937.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- [Даль Ф.] *Dahl F.* Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie, Bd. 2, Jena, 1921—1923.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд-во ЛГУ, 1961.
- [Джордан Д., Келлог В.] *Jordan D. S., Kellog V. L.* Evolution and animal life. N. Y., 1915.
- [Добенмайр Р.] *Daubenmire R. F.* Plants and environment. A textbook of plants autecology. 2-d ed. N. Y.—London, 1959.
- Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека (экологические системы и биосфера). М., «Прогресс», 1968.
- [Дю-Риэт Г.] *Du-Roiet G. E.* Life-forms of terrestrial flowering plants.—Acta phytogeogr. Suecica, 1931, 3, N 1.
- Иоганзен В. Г. Основы экологии. Изд-во Томск. ун-та, 1959.
- Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основы процесса адаптации.—Журн. общей биол., 1946, 7, вып. 6.
- Калабухов Н. И. Периодические (сезонные и годовичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л., «Наука», 1969.
- Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество (основы синэкологии). М., Медгиз, 1933.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. 2-е изд. Л., Учпедгиз, 1945.

#### К главе 8

- Алехин В. В. Что такое растительное сообщество, 2-е изд. М., 1928.
- [Альтман Ф., Дитмер Д.] *Altman Ph. L., Dittmer D. S.* Environmental biology. Bethesda, 1966.
- [Андреварта Г.] *Andrewartha H. G.* Introduction to the study of animal populations. London, Methuen, 1961.
- [Балог Я.] *Balogh J.* Lebensgemeinschaften der Landtiere. 1958.
- [Бахметьев П. И.] *Bachmetjew P.* Experimentelle entomologische Studien vom physikalische chemischen Standpunkt aus, Bd. 2. Einfluss der äusseren Faktoren auf Insekten. Leipzig, 1907.
- Бей-Биенко Г. Я. Принципы смены стадий и проблема начальной дивергенции видов.—Журн. общей биол., 1959, 20, вып. 5.
- Беклемишев В. Н. Классификации биоценологических (симфизиологических) связей.—Бюлл. МОИП (отд. биол.), 1951, 56, вып. 5.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., «Наука», 1970.
- [Боденгеймер Ф.] *Bodenheimer F. S.* Animal ecology to-day. Den Haag, Junk, 1958.



- Кириков С. В. Промысловые животные, природная среда и человек. М., «Наука», 1966.
- [Кларк Г.] *Clarke G. L. Elements of ecology*. N. Y.—London, 1954.
- [Клопфер П.] *Klopfer P. H. Behavioral aspects of ecology*. Englewood Cliffs, 1962.
- Кожанчиков И. В. О периодичности массовых размножений вредных насекомых.— Труды по защите растений, 1936, серия 1, вып. 19.
- [Кормонди Э.] *Kormondy E. J. Concepts of ecology*. N. Y., Prentice-Hall, 1969.
- [Кэнди Ч.] *Kendeigh Ch. S. Animal ecology*. Englewood Cliffs, 1964.
- [Льюис Т., Тейлор Л.] *Lewis T., Taylor L. R. Introduction to experimental ecology*. London—N. Y., 1967.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ, 1957.
- Мончадский А. С. Классификация факторов окружающей среды.— Зол. журн., 1958, 37, вып. 5.
- [Найт К.] *Knight C. G. Basic concepts of ecology*. N. Y.—London, 1966.
- Насимович А. А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Наумов Н. П. Экология животных. 2-е изд. М., «Высшая школа», 1963.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М., «Высшая школа», 1963.
- Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. 2-е изд. М., «Сов. наука», 1953.
- [Одум Е.] *Odum E. P. Fundamentals of ecology*. Philadelphia—London, 1961.
- [Олли В., Эмерсон А., Парк О., Парк Т., Шмидт К.] *Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. R. Principles of animal ecology*. Philadelphia—London, 1949.
- Павловский Е. Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- [Пальмгрен П.] *Palmgren P. Zur Synthese der Pflanzen und Tierökologischer Untersuchungen*.— Acta zool. fennica, 1928, 6.
- Пачоский И. К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз, 1938.
- Северцов С. А. Экология и дарвинизм.— Зоол. журн. 1937, 16, вып. 4.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.
- [Слободкин Л.] *Slobodkin L. B. Growth and regulation of animal populations*. N. Y.—London, 1964.
- Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., Изд-во МГУ, 1962.
- Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии.— В кн. «Основы лесной биогеоценологии». М., «Наука», 1964.
- [Тенсли А.] *Tensly A. G. Introduction to plant ecology. A guide for beginners in the study of plant communities*. London, 1946.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии.— Проблемы кибернетики, 1964, вып. 12.
- [Тишлер В.] *Tischler W. Synökologie der Landtiere*. Stuttgart, 1955.
- [Уивер Д. Е., Клементс Ф. Е.] *Weaver J. E., Clements F. E. Plant ecology*. N. Y.—London, 1938.
- Ушаков Б. П. О классификации приспособлений животных и растений и о роли цитозологии в разработке проблемы адаптации.— В сб. «Проблемы цитозологии животных». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Фридрикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. Л.—М., Сельхозгиз, 1932.
- [Чепмен Р.] *Chapman R. N. Animal ecology, with special reference to insects*. N. Y.—London, 1931.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса.— Труды Ин-та экологии животных и растений Уральск. филиала АН СССР, 1969, вып. 65.
- [Шелфорд В.] *Schelford V. E. Laboratory and field ecology*. Baltimore, 1930.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М., ИЛ, 1960.
- Язонтов В. В. Экология насекомых. М., «Высшая школа», 1969.

## К главе 9

- Амлинский И. Е. Сравнительная характеристика микрофлоры Петровских озер в связи с их физико-химическим режимом.— Зоол. журн., 12, вып. 3, 1933.
- Богоров В. Г. Планктон Мирового океана. М., «Наука», 1974.
- Винберг Г. Г. Гидробиология пресных вод.— В сб. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- [Воген Т.] *Vaughan T. W. International aspects of oceanography*. Washington, 1937.
- Водяницкий В. А. О проблеме биологической продуктивности водоемов, в частности Черного моря.— Труды Севастопольской биол. станции, 8, 1964.
- [Гензен В.] *Hensen V. Ueber die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials in Pflanzen und Thieren*.— Fünfter Ber. Kommiss. Wiss.

- Untersuch. DTSCHE. Meere. Kiel, 1887.  
[Грин Дж.] *Green J.* The biology of estuarine animals. Seattle, 1968.
- Джонстон Дж. Условия жизни в море. Птр., 1919.
- [Джудей Ч.] *Juday Ch.* The annual energy budget of an inland lake.— *Ecology*, 1949, 21.
- [Дикон М.] *Deacon M.* Scientists and the sea, 1650—1900. N. Y., 1971.
- [Дюссар Б.] *Dussard B.* Limnologie. Paris, 1966.
- Жизнь пресных вод, т. 1—4. М., 1940—1959.
- [Захариас О.] *Zacharias O.* Die Tier und Pflanzenwelt des Süßwassers. Leipzig, 1891.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I. Мировой океан. М., «Сов. наука», 1951.
- Зенкевич Л. А. Успехи в изучении океанических глубин. М., ВИНТИ, 1959.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1934.
- Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат, 1952.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных вод, т. I. Вводные и общие вопросы планктонологии. Л., «Наука», 1969.
- [Кнауте К.] *Knaute K.* Das Süßwasser. Neudam, 1907.
- Книпович Н. М. Гидрология морей и соленоватых вод. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.
- [Кофойд Ч.] *Kofoed C. A.* The biological stations of Europe. Washington, 1910.
- Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., «Наука», 1970.
- [Либман Г.] *Liebmann H.* Handbuch der Frischwasser- und Abwasser Biologie. München, Bd. 1, 1951; Bd. 2, 1959—1960.
- [Линдеман Р.] *Lindeman R. L.* The trophic-dinamic aspect of ecology.— *Ecology*, 1942, 23.
- [Мёбиус К.] *Möbius K.* Die Auster und die Austerwirtschaft. Berlin, 1877.
- Меррей Дж. Океан. Общий очерк науки о море. Киев, 1923.
- [Меррей Дж., Норт Дж.] *Murray J., Hjort J.* Depths of the ocean. London, 1912.
- [Меу К.] *Mez C.* Mikroskopische Wasseranalyse. Berlin, 1898.
- Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность», 1969.
- [Науман Э.] *Naumann E.* Grundzüge der regionalen Limnologie. Stuttgart, 1932.
- [Раймонт Дж.] *Raymont J. E. G.* Plankton and productivity in the ocean. Oxford, 1963.
- [Ремане А., Шлунер К.] *Remane A., Schlüter K.* Ökologie des Brackwassers. Stuttgart, 1958.
- [Рылов В. М.] *Rylov W. M.* Das Zooplankton der Binnengewässer. Stuttgart, 1935.
- [Свердруп Г., Джонсон М., Флеминг Р.] *Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming R. H.* The oceans, their physics, chemistry, and general biology. N. Y., 1942.
- Скадовский С. Н., Коршиков А. А., Амлинский И. Е., Брюхатова А. Л. Биология планктона и физико-химический режим Петровских озер Оршанского торфяника Московской области.— Зоол. журн., 12, вып. 3, 1933.
- Скадовский С. Н. Экологическая физиология водных организмов. М., «Советская наука», 1955.
- [Сладечек В.] *Sladěček V.* System of water quality from the biological point of view. Stuttgart, 1973.
- Сорокин Ю. И. Первичная продукция морей и океанов.— В сб. «Итоги науки и техники. Серия общая экология. Биопленология. Гидробиология», т. 1. М., ВИНТИ, 1973.
- [Стеман-Нильсен Е.] *Steemann-Nielsen E.* The use of radioactive carbon ( $C^{14}$ ) for measuring organic production in the sea.— *J. Cons. intern. explor. meer*, 1952, 18.
- [Тинеман А.] *Thienemann A.* Die Binnengewässer Mitteleuropas. Stuttgart, 1925.
- [Уипл Г.] *Whipple G. C.* The microscope of drinking-water. N. Y., 1899.
- [Уэлч П.] *Welch P. S.* Limnology. N. Y., 1952.
- [Форбс С.] *Forbes S. A.* The lake as microcosm.— *Bull. Sci. Ass. Peoria*, 1887. Переиздана: *Illinois Nat. Hist. Surv. Bull.*, 1925, 15.
- Форель Ф. А. Руководство по озероведению. Пб., 1912.
- [Форель Ф. А.] *Forel F. A.* Le Léman: monographie limnologique. Lausanne, 1, 1892; 2, 1895; 3, 1904.
- Хатчинсон Д. Лимнология. М., «Прогресс», 1969.
- [Хатчинсон Д.] *Hutchinson G. E.* A treatise on limnology, v. 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton. N. Y., 1967.
- [Хатчинсон Д.] *Hutchinson G. E.* Eutrophication.— *Amer. Scientist*, 1973, 61.
- [Штойер А.] *Steuer A.* Planktonkunde. Leipzig, 1910.
- Щербаков А. П. Озеро Глубокое. М., «Наука», 1967.
- [Экман С.] *Ekman S.* Zoogeography of the sea. London, 1953.
- Eutrophication.— *Proc. of a symposium. Washington*, 1969.
- Limnology of North America. Madison, 1963.

- Алов И. А. Очерки физиологии митотического деления клеток. М., «Медицина», 1964.
- Алов И. А. Механизмы патологии митоза.— Вестник АМН СССР, 1966, № 111.
- [Байер А., Моле-Байер Дж.] *Bajer A., Molé-Bajer J.* Cino-micrographic studies on mitosis in endosperm. II. Chromosome, cytoplasmic and Brownian movements.— *Chromosoma*, 1956, 7.
- Белар К. Цитологические основы наследственности. М., Биомедгиз, 1934.
- Бойд Дж. Авторадиография в биологии и медицине. М., ИЛ, 1957.
- [Бовэн Р.] *Bowen R.* On the acrosome of the animal sperm.— *Anat. Rec.*, 1924, 28.
- [Браше Ж.] *Brachet J.* La détection histo-chimique des acides pentosenucléiques.— *Compt. rend. Soc. biol.*, 1940, 133.
- [Буш Г., Сметана К.] *Busch H., Smetana K.* The nucleolus. N. Y.— London, 1970.
- Вильсон Э. Клетка и ее роль в развитии и наследственности. М., Биомедгиз, т. 1, 1936; т. 2, 1940.
- [Гаррисон Р.] *Harrison R.* Observations on living developing nerve fiber.— *Proc. Soc. Exper. Biol. and Med.*, 1907, 4.
- [Гёбер Р.] *Höber R.* Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig, 3-te Aufl. 1911.
- [Гейденгайн М.] *Heidenhain M.* Plasma und Zelle. Abt. I. Jena. Fischer, 1907.
- [Гельхорн Е.] *Gellhorn E.* Permeabilitätsproblem. Berlin, 1929.
- [Говард А., Пелк С.] *Howard A., Pelc S.* Nuclear incorporation of  $^{32}\text{P}$  as demonstrated by autoradiographs.— *Exper. Cell Res.*, 1951, 2.
- [Грубан З., Рехциг М.] *Hruban Z., Rechci M.* Microbodies and related particles. N. Y.— London, 1969.
- [Гурвич А.] *Gurwitsch A.* Morphologie und Biologie der Zelle. Jena, Fischer, 1904.
- [Гурвич А.] *Gurwitsch A.* Das Problem der Zellteilung physiologisch betrachtet. Berlin, 1926.
- [Де-Дюв К.] *De-Duve C.* Lysosomes. Ciba Foundation Sympos. London, 1963.
- [Живаго П. И.] *Shivago P.* The chromosome complex in the somatic cells of male and female of the domestic chickens.— *Science*, 1924, 60.
- Залкинд С. Я., Уткин И. А. Современное положение проблемы физиологического изучения митоза.— Успехи соврем. биол., 1951, 31.
- Залкинд С. Я. Митотическая (пролиферативная) активность и регулирующие ее факторы.— В кн. «Руководство по цитологии», т. II. М.— Л., «Наука», 1965.
- Казакова Т. Б. О возможных генетических функциях митохондрий.— Цитология, 1965, 7.
- [Камерон Г. Р.] *Cameron G. R.* New pathways in cellular pathology. London, 1956.
- [Карлтон А.] *Carleton A.* A rhythmical periodicity in the mitotic division of animal cells.— *J. Anat.*, 1934, 68.
- [Карпель А.] *Carrel A.* On the permanent life of tissues outside of the organism.— *J. exper. Med.*, 1912, 15.
- [Касперссон Т.] *Caspersson T.* Methods for the determination of the adsorption spectra of cell structures.— *J. Roy. Microscop. Soc.*, 1940, 60.
- [Касперссон Т.] *Caspersson T.* Cell growth and cell function. N. Y., 1950.
- [Квастлер Г., Шерман Ф.] *Quastler H., Sherman F.* Cell population kinetics in the intestinal epithelium of the mouse.— *Exper. Cell Res.*, 1959, 17.
- Кедровский Б. В. Новые данные по морфологии белкового обмена веществ животной клетки.— Докл. АН СССР, 1934, 2.
- Кедровский Б. В. Цитология белковых синтезов в животной клетке. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Клеточный цикл. Проблемы регуляции. М., «Наука», 1973.
- Кольцов Н. К. Организация клетки. М., Биомедгиз, 1936.
- [Кунс А.] *Coons A.* Histochemistry with labeled antibody.— *Internat. Rev. Cytol.*, 1956, 5.
- Ленинджер А. Митохондрия. Молекулярные основы структуры и функции. М., «Мир», 1966.
- [Льюис А.] *Lewis A.* Contributions to the knowledge of the physiology of karyokinesis.— *Bot. Gaz.*, 1901, 32.
- [Льюис М., Льюис У.] *Lewis M. R., Lewis W. H.* Mitochondria (and other cytoplasmic structures) in tissue cultures.— *Amer. J. Anat.*, 1915, 17, N 3.
- [Максимов А.] *Maximow A.* Tissue cultures of young mammalian embryos.— *Contribs. Embryol. Carnegie. Inst.*, 1925, 16.
- [Мезия Д.] *Mazia D.* Mitosis and the physiology of cell division.— *The Cell*, 1961, 3.
- [Мёллендорф В.] *Möllendorf W.* Vitale Färbungen an tierischen Zellen.— *Ergeb. Physiol.*, 1920, 18.
- Навашин С. Г. О некоторых признаках внутренней организации хромосом.— В кн. «Сборник статей, посвященных К. А. Тимирязеву». М., 1916.
- Навашин С. Г. О диминутции хроматина у *Ascaris megalocephala*.— Биол. журн., 1936, 5, № 2.
- [Насонов Д.] *Nassonow D.* Die physiologische Bedeutung des Golgi-Apparats im Lichte der Vitalfärbungsmethode.— *Z. Zellforsch. und mikroskop Anat.*, 1926, 3, N 3.
- Насонов Д. Н. Некоторые вопросы морфологии и физиологии клетки.— Изб-

- ранные труды. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- [*Овертон Е.*] *Overton E.* Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zellen, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für Physiologie.— *Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich*, 1899, [Палад Г.] *Palade G.* The fine structure of mitochondria.— *Anat. Rec.*, 1952, 114, 44.
- Пешков М. А.* Сравнительная цитология синезеленых водорослей, бактерий и актиномицетов. М., «Наука», 1966.
- Пирс Э.* Гистохимия теоретическая и прикладная. М., ИЛ, 1962.
- Райков И. Б.* Кариология простейших. Л., «Наука», 1967.
- Румянцев А. В.* Исследование строения протоплазмы. *Rhizopoda*.— Труды н.-и. ин-та зоологии МГУ, 1925, 1.
- Румянцев А. В.* Культуры тканей вне организма и их значение в биологии. М., Госмедиздат, 1932.
- [*Свонн М.*] *Swann M.* The control of cell division. A review. I. General mechanisms.— *Cancer Res.*, 1957, 17.
- [*Тома А.*] *Thomas A.* Organ culture. N. Y.— London, 1970.
- Трошин А. С.* Проблема клеточной проницаемости. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- [*Хагебум Г., Шнейдер У., Палад Г.*] *Hageboom G., Schneider W., Palade G.* Cytochemical study of mammalian tissues. I. Isolation of intact mitochondria from rat liver; some biochemical properties of mitochondria and submicroscopic particulate material.— *J. Biol. Chem.*, 1948, 172.
- [*Хагено Ф.*] *Hageno F.* The ergastoplasm: its history, ultrastructure and biochemistry.— *Internat. Rev. Cytol.*, 1958, 2.
- Хрущов Г. К.* О некоторых факторах, определяющих закономерности физиологической регенерации эпителия кишечника млекопитающих. Рефераты н.-и. работ за 1945 г. Отд. биол. наук АН СССР, 1947.
- Чазотин С. С.* Изучение локализованных воздействий ультрафиолетовых лучей на живую клетку методом микроукола.— *Цитология*, 1959, 1.
- [*Чемберс Р., Чемберс Е.*] *Chambers R., Chambers E.* Explorations into the nature of the living cell. Cambridge, 1961.
- Шабаташ А. Л.* Гистохимия гликогена нормальной нервной системы. М., Медгиз, 1949.
- [*Шёстранд Ф.*] *Sjostrand F.* The ultrastructure of cells as revealed by electron microscopy.— *Internat. Rev. Cytol.*, 1956, 5.
- Волькенштейн М. В.* Молекулы и жизнь. Введение в молекулярную биофизику. М., «Наука», 1965.
- Глей Э.* Основные проблемы эндокринологии. М.—Л., Госиздат, 1930.
- Гранит Р.* Электрофизиологическое исследование рецепции. М., ИЛ, 1957.
- Джордж Ф.* Мозг как вычислительная машина. М., ИЛ, 1963.
- Катц Б.* Нерв, мышца и синапс. М., «Мир», 1968.
- Концепция информации и биологические системы. М., «Мир», 1966.
- Лёб Дж.* Динамика живого вещества. Одесса, 1910.
- На путях к теоретической биологии. I. Прологомены. Под ред. К. Уолдингтона. М., «Мир», 1970.
- Современные проблемы биофизики, т. I, II. М., ИЛ, 1961.
- Теория систем и биология. М., «Мир», 1971.
- Ходжкин А.* Нервный импульс. М., «Мир», 1964.
- Черниговский В. Н.* Интерорецепторы. М. «Медгиз», 1960.
- Экклс Дж.* Физиология синапсов. М., «Мир», 1966.
- Экклс Дж.* Тормозные пути центральной нервной системы. М., «Мир», 1971.
- Эшби У. Р.* Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения. М., «Мир», 1964.

## К главе 12

- Аккерман Ю.* Биофизика. М., «Мир», 1964.
- Аррениус С.* Количественные законы биологической химии. М., 1925.
- Байер В.* Биофизика. М., Госиздат, 1925.
- Биофизика. М., «Высшая школа», 1968.
- Гельбрун Л.* Динамика живой протоплазмы. М., ИЛ, 1957.
- Гельмгольц Г.* Скорость распространения нервного возбуждения. М., 1923.
- Гилл А. В.* Эпизоды из области биофизики. М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- Ефимов В. В.* Биофизика для врачей. М., «Медгиз», 1952.
- Коштоянц Х. С.* Очерки по истории физиологии в России. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
- Лазарев П. П.* Исследования по адаптации.— Соч., т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.
- Лазарев П. П.* Ионная теория возбуждения живых тканей.— Соч. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.
- Лёб Дж.* Динамика живого вещества. Одесса, 1910.
- Лёб Дж.* Организм как целое с физико-химической точки зрения. М., 1926.
- Насонов Д. Н.* Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.

## К главе 11

- Бабский Е. Б., Парин В. В.* Физиология, медицина и технический прогресс. М., «Наука», 1965.

Пасынский А. Г. Биофизическая химия. М., «Высшая школа», 1963.

Рейндер П. Я., Ефимов В. В. Поверхностная активность красок на границе водный раствор — модель поверхностного слоя протоплазмы. — Журн. эксперим. биол. и медицины, 1929, 11, № 31.

Рубинштейн Д. Л. Общая физиология. М., Медгиз, 1947.

Свободнорадикальные процессы в биологических системах. М., «Наука», 1966. Современные проблемы биофизики, т. 2. М., ИЛ, 1961.

Тарусов Б. Н. Основы биофизики и «биофизической химии». М., «Высшая школа», 1960.

Тимирязев К. А. Спектральный анализ хлорофилла. — Избранные сочинения, т. 2. М., Сельхозгиз, 1948.

Тимирязев К. А. Фотохимическое действие крайних лучей солнечного света. — Избранные сочинения, т. 2. М., Сельхозгиз, 1948.

Чаговец В. Ю. О применении теории Аррениуса к электрофизиологии. — Журн. русск. физ.-хим. об-ва, 1896, 28.

Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики. М., ИЛ, 1947.

#### К главе 13

[Бэтсон В.] Bateson W. Mendel's principles of heredity. Cambridge, 1909.

[Вейсман А.] Weismann A. Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. 1892.

[Де Фриз Г.] de Vries H. Intracelluläre Pangenesis. Jena, 1889.

[Де Фриз Г.] de Vries H. Die Mutations-theorie. Leipzig, Bd. 1, 1901; Bd. 2, 1903.

Карпаченко Г. С. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L., *Brassica oleracea* L. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., 1927, 17.

Левитский Г. Материальные основы наследственности. Киев, 1924.

Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М., «Наука», 1965.

Морган Т. Структурные основы наследственности. М., Госиздат, 1924.

[Негели К.] Nägeli K. Mechanische-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München — Leipzig, 1884.

[Ноден III.] Naudin Ch. Sur les plantes hybrides. — Rev. hort., 1861, Ser. 4, 10.

[Стёртевант А.] Sturtevant A. The linear arrangement of six sexlinked factors in *Drosophila* as shown by their mode of association. — J. Exp. Zool., 1913, 14.

[Стёртевант А.] Sturtevant A. Inherited linkage variation in the second chromosome. — Carnegie Inst. Publ., 1919, 278.

[Страсбургер Э.] Strasburger E. Neue Untersuchungen über den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, 1884.

[Саттон В.] Sutton W. The chromosome

in heredity. — Biol. Bull. Marine Biol. Lab., 1902, 4.

Филиппенко Ю. А. Генетика. М. — Л., Госиздат, 1929.

[Харди Х.] Hardy G. Mendelian proportions in mixed populations. — Science, 1908, 28.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — Журн. эксперим. биол., 1926, серия А, вып. 1.

#### К главе 14

Белоусов Л. В. Истоки, развитие и перспективы теории биологического поля. — В сб. «Физические и химические основы жизненных явлений». М., Изд-во АН СССР, 1963.

[Бовери Т.] Boveri Th. Über Polarität von Oocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. — Zool. Jahrb., Abt. Anat., 1901, N 14.

[Вильсон Э.] Wilson E. B. Amphioxus and the mosaic theory of development. — J. Morphol., 1893, N 8.

Воронцова М. А. Процессы регуляции как основа индивидуального развития. — В сб. «Вопросы репаративной и физиологической регенерации». М., Медгиз, 1960.

[Гексли Дж.] Huxley J. Problems of relative growth. N. Y., 1932.

Гексли Дж., де Бер Г. Основы экспериментальной эмбриологии. М. — Л., Биомедгиз, 1936.

[Герлицка А.] Herlitzka A. Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell'uovo di tritoni. (Triton oristatus). — Arch. Entwicklungsmech., 1896, N 2.

[Гис В.] His W. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig, 1874.

[Гольфретер И.] Holtfreter I. Organisationsstufen nach regionaler Kombination von Entomesoderm mit Ectoderm. — Biol. Zbl., 1933, N 53.

Гурвич А. Г. Теория биологического поля. М., «Сов. наука», 1944.

[Дриш Г.] Driesch H. Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. — Z. wiss. Zool., 1891, N 53.

[Дриш Г.] Driesch H. Philosophie des Organischen. Leipzig, 1909.

[Дриш Г., Морган Т.] Driesch H., Morgan Th. Zur Analyse der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies. — Arch. Entwicklungsmech., 1895, N 2.

[Зойа Р.] Zoja R. Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse. — Arch. Entwicklungsmech., 1895, N 1; 1896, N 2.

[Конклин Э.] Conklin E. Effect of cenri-

- fugal force on the structure and development of *Crepidula*.— J. Exper. Zool., 1917, 22.
- [Крэмpton Дж., Вильсон Э.] *Crampton G., Wilson E.* Experimental studies on Gastropod development.— Arch. Entwicklungsmech., 1896, N 3.
- [Кюн А.] *Kühn A.* Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin, 1955.
- Лопашов П. В., Строева О. Г. Развитие глаза в свете экспериментальных исследований. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- [Льюис У.] *Lewis W. H.* Experimental studies on the development of the eye in Amphibia.— Amer. J. Anat., 1904, 3; J. Exper. Zool., 1905, 2.
- Майнот Ч. Современные проблемы биологии. М., 1913.
- Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову. Под ред. Ю. И. Полянского. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1955.
- [Робертсон Т.] *Robertson T. B.* The chemical basis of growth and senescence. Philadelphia, 1923.
- [Ру В.] *Roux W.* Einleitung zu den «Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo».— Z. Biol., 1885, 21.
- [Ру В.] *Roux W.* Über künstliche Hervorbringung «halber» Embryonen durch Zerstörung einer der beiden Furchungszellen, sowie über Nachentwicklung (Post-generation) der fehlenden Körperhälfte.— Virchows Arch., 1888, N 114.
- [Ру В.] *Roux W.* Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Berlin, 1905.
- Саксен Л., Тойсонен С. Первичная эмбриональная индукция. М., ИЛ, 1963.
- Тимирязев К. А. Насущные задачи современного естествознания. Предисловие к 1-му изд. (1895).— Соч., т. 5. М., Сельхозгиз, 1938.
- Токин Б. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Изд-во ЛГУ, 1959.
- [Уоддингтон К.] *Waddington C. H.* New patterns in genetics and development. N. Y.— London, 1962.
- Филатов Д. П. Удаление и пересадка слуховых пузырьков.— Русск. зоол. журн., 1916, № 1.
- Филатов Д. П. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути.— М.— Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- [Фогт В.] *Vogt W.* Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung.— Arch. Entwicklungsmech., 1925, 106.
- [Циглер Г.] *Ziegler H.* Experimentelle Studien über die Zellteilung. III. Die Furchungszellen von *Beroë ovata*.— Arch. Entwicklungsmech., 1968, N 7.
- [Шабри Л.] *Chabry L.* Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples.— J. anat. et physiol., 1887, N 23.
- Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. Рост и дифференцировка.— В сб. «Рост животных». М.— Л., Биомедгиз, 1935.
- [Шнеман Г.] *Spemann H.* Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei.— Arch. Entwicklungsmech., 1901—1903, N 12, 15, 16.
- [Шнеман Г.] *Spemann H.* Über Korrelationen in der Entwicklung des Wirbeltierseuges.— Verhandl. Dtsch. anat. Ges., 1901, N 15.
- [Шнеман Г.] *Spemann H.* Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Berlin, 1936.
- [Ятсу Н.] *Yatsu N.* Observations and experiments on the ctenophore egg.— J. Coll. Sci. Tokyo, 1912, 32.

## К главе 15

- Баранов П. А. История эмбриологии растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1955.
- [Батталья Э.] *Battaglia E.* Apomixis. Recent advances in the embryology of angiosperms. Delhi, 1963.
- Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений. Кишинев, «Штиинца», в. 2, 1963; в. 3, 1965; в. 4, 1966.
- [Бринк Р., Купер Д.] *Brink R. A., Cooper D. C.* The endosperm in seed development.— Bot. Rev., 1947, 13, N 8.
- Бригиков Е. А. Физиология опыления и оплодотворения у растений. М., «Знание», 1957.
- Бутенко Р. Г. Тотипотенциальность растительной клетки и культура тканей.— В сб. «Культура изолированных органов, тканей и клеток растений». М., «Наука», 1970.
- [Винклер Х.] *Winkler H.* Fortpflanzung der Gewächse. L. Apomixis. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 1934.
- Всесоюзное совещание по эмбриологии растений. Кишинев, «Штиинца», 1971.
- [Вундерлих Р.] *Wunderlich R.* Über das Antherentapetum mit besonderer Berücksichtigung seiner Kernzahl.— Österr. bot. Z., 1954, 101, H. 1/2.
- [Вундерлих Р.] *Wunderlich R.* Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen.— Österr. bot. Z., 1959, 106, H. 3/4.
- Герасимова-Навашина Е. Н. О геметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений.— Проблемы ботаники, 1958, 3.
- [Густафсон А.] *Gustafsson A.* Apomixis in higher plants.— Lunds Univ. Årsskr., 1946—1947, 42—43.
- [Густафсон Ф.] *Gustafsson E. T.* Parthenocarp: natural and artificial.— Bot. Rev., 1942, 8, N 9.
- [Дарлингтон К.] *Darlington C.* Cytology. London, 1965.

- [Джори Б.] *Johri B.* Differentiation in plant tissue cultures. Calcutta, Indian Sci. Congr. Assoc., 1971.
- [Дэвис Г.] *Davis G.* Systematic embryology of the angiosperms. N.Y.—London—Sydney, 1966.
- Здруйковская-Рихтер А. И. Культура изолированных зародышей и пути ее применения в биологических исследованиях.— В сб. «Культура изолированных органов, тканей и клеток». М., «Наука», 1970.
- Ивановская Е. В. Использование метода выращивания зародышей на искусственной питательной среде в работах по отдаленной гибридизации.— В сб. «Отдаленная гибридизация растений». М., Сельхозгиз, 1960.
- [Иенсен В.] *Jensen W. A.* Botanical histochemistry. San-Francisco—London, 1962.
- [Йогансен Д.] *Johansen D.* Plant embryology. Chronica botanica, 1950.
- Кандаваки Г. В. Отдаленная гибридизация и ее закономерности. Тбилиси, «Мецниереба», 1969.
- Кострюкова К. Ю., Чернояров М. В. Спостережения над прорастанием пилку *Cleistanthus miniata* hort. in vivo.— В сб. памяти акад. А. В. Фомина. Киев, Изд-во АН УССР, 1938.
- [Култер Дж., Чемберлен Ч.] *Coulter J., Chamberlain Ch.* Morphology of Angiosperms. N. Y., 1903.
- [Линскенс Х. Ф.] *Linskens H. F.* Pollen. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 1967, Bd. 18.
- [Мауритзон И.] *Mauritzon I.* Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen.— Lunds Univ. Arsskr., N. F., 1939, 235.
- [Махешвари П.] *Maheshwari P.* An introduction to the embryology of angiosperms. N. Y., 1950.
- Модилевский Я. С. Цитозембриология высших растений. Киев, Изд-во АН УССР, 1963.
- Модилевский Я. С., Оксюк П. Ф., Худяк М. И., Дзюбенко Л. К., Бейлис-Выворова Р. А. Цитозембриология основных хлебных злаков. Киев, Изд-во АН УССР, 1958.
- [Мюнтцинг А.] *Müntzing A.* Genetics: basic and applied. Stockholm, 1967.
- Навашин С. Г. Избранные труды. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951.
- [Нюгрен А.] *Nygren A.* Apomixis in the Angiosperms. II.— Bot. Rev., 1954, 20, N 10.
- [Нич Ж.] *Nitsch J.* Experimental androgenesis in Nicotiana.— Phytomorphology, 1969, 19, N 4.
- Отдаленная гибридизация и полиплоидия. М., «Наука», 1970.
- Паламарчук И. А. Эмбриология растений. Изд-во МГУ, 1970.
- Паламарчук И. А., Веселова Т. Д. Учебное пособие по ботанической гистологии. Изд-во МГУ, 1965.
- Петров Д. Ф. Апомиксис и отдаленная гибридизация.— В сб. «Цитология и селекция культурных растений». Новосибирск, 1964.
- [Пирс А.] *Pearse A.* Histochemistry theoretical and applied. London, 1960.
- Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука», 1964.
- Поляков И. М. Учение И. В. Мичурина об оплодотворении в свете новых экспериментальных данных.— Журн. общей биол., 1955, № 5.
- Поляков И. М., Колосова К. С., Михайлова П. В. Исследования избирательности оплодотворения у табака, махорки и кукурузы.— Труды Украинск. ин-та растениеводства, сел. и ген., 1959, 4.
- [Розен У.] *Rosen W.* Ultrastructure and physiology of pollen.— Annual Rev. Plant Physiol., 1968, 19.
- Руми В. А. Эмбриология хлопчатника. Ташкент, «Фан», 1969.
- [Стеббинс Дж.] *Stebbins G. L.* Apomixis in the angiosperms.— Bot., Rev., 1941, 7, N 10.
- [Уардлоу К.] *Wardlaw C.* Embryogenesis in plants. London, 1955.
- Устинова Е. И. Эмбриология покрытосеменных растений с основами цитологии. Изд-во МГУ, 1965.
- [Фавр-Дюшартр М.] *Favre-Duchartre M.* Des ovules aux grains. Paris, 1970.
- Хохлов С. С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений.— В сб. «Апомиксис и селекция». М., «Наука», 1970.
- [Ценкелер М.] *Zenkeler M.* Test tube fertilization of ovules in *Melandrium album* Nill, with pollen grains of *Datura stramonium* L.— Experientia, 1970, 26, N 6.
- Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., Изд-во АН СССР, 1958.
- [Шнарф К.] *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931.
- [Шюргофф П.] *Schürhoff P.* Die Zytologie der Blütenpflanzen, Stuttgart, 1926.
- Яковлев М. С. Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак.— Труды Бот. ин-та АН СССР, 1950, серия VII, 1.
- Яковлев М. С. Ценоцитные структуры.— В сб. «Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений». М.—Л., «Наука», 1965.
- Colloque sur les aspects cytologiques la reproduction sexuel des plantes ovulées.— Rev. cytol. et biol. végét., 1969, 32, fasc. 3—4.
- Comparative Embryology of Angiosperms. Delhi, 1967.



Plant tissues and organ culture. Delhi, 1965.  
 Pollen physiologie and fertilization. Amsterdam, 1964.  
 Recent advances in the embryology of angiosperms. Delhi, 1963.

## К главе 16

*Бекетов А. Н.* Обновления и превращения в мире растений.— В кн.: «Ботанические очерки». М., 1858.  
*Боннер Дж.* Молекулярная биология развития. М., «Мир», 1967.  
 [Бюннинг Э.] *Bünning E.* Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1948.  
*Васильев И. М.* Принцип стадийности в индивидуальном развитии растений.— Сов. агрономия, 1939, № 10—11.  
 [Гасснер Г.] *Gassner G.* Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen.— Bot. Ztg, 1918, 10.  
*Горянинов П. Ф.* Начальные основания ботаники. СПб., 1827.  
 [Гофмейстер В.] *Hofmeister W.* Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig, 1851.  
*Гупало П. И.* Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М., «Наука», 1969.  
 [Декандоль О. П.] *De Candolle A. P.* Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes. Paris, 1827.  
*Долгушин Д. А., Лысенко Т. Д.* К вопросу о сущности озими.— Труды Всес. съезда по генетике, семеноводству и племенному животноводству, т. 3. М., 1929.  
*Ефейкин А. К.* О роли меристемы в онтогенезе у семенных растений.— Бот. журн., 1957, 42, № 3.  
*Катунский В. М.* О приспособительном значении фотопериодической реакции растений.— Сборник научных работ комсомольцев-биологов Академии наук СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.  
*Клебс Г.* Произвольное изменение растительных форм. М., 1905.  
 [Клебс Г.] *Klebs G.* Alterations in the development and forms of plants as a result of environment.— Proc. Roy. Soc., 1910, 82.  
 [Клебс Г.] *Klebs G.* Ueber die Blütenbildung von Sempervivum.— Flora, 1918.  
 [Клебс Г.] *Klebs G.* Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen (1896). 2 Aufl. Jena, 1928.  
 [Ковил Ф.] *Coville F.* The influence of cold in stimulating the growth of plants.— J. Agric. Res., 1920, 20, N 2.

*Константинов Н. Н.* Фотопериодизм хлопчатника. М.—Ташкент, 1934.  
*Константинов Н. Н.* Уточнить яровизацию.— Селекция и семеноводство, 1937, № 4.  
*Кренке Н. П.* Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. М., Сельхозгиз, 1940.  
*Куперман Ф. М.* Морфофизиология растений. М., «Высшая школа», 1968.  
*Лысенко Т. Д.* Теоретические основы яровизации. М., Сельхозгиз, 1936.  
*Любименко В. Н.* К теории искусственного регулирования длины вегетационного периода у высших растений.— Сов. бот., 1933, № 6.  
*Любименко В. Н., Щеглова О. А.* О фотопериодической адаптации.— Журн. русск. бот. об-ва, 1927, 12, № 1—2.  
*Максимов Н. А., Кроткина М. А.* Исследования над последствием пониженной температуры на длину вегетационного периода.— Труды по прикл. бот., ген. и сел., 1930, 23, вып. 2.  
*Мацков Ф. Ф.* О связи фотопериодической реакции растений с положением их в филогенетической системе.— Зап. Харьковский сельскохоз. ин-та, 1939, 2, вып. 1—2.  
*Мичурин И. В.* Принципы и методы работы.— Соч., т. 1. М.—Л., Сельхозгиз, 1939.  
 [Молиш Г.] *Molisch H.* Die Lebensdauer der Pflanze. Jena, 1929.  
*Молотковский Г. Х.* Полярность развития растений. Изд-во Львовск. ун-та, 1961.  
*Псарев Г. М.* О локализации фотопериодического стимула у сои.— Сов. бот., 1936, № 3.  
*Разумов В. И.* Среда и развитие растений. Л.—М., Сельхозгиз, 1961.  
*Реймерс Ф. Э.* Физиология роста и развития репчатого лука. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.  
*Сабинин Д. А.* Минеральное питание растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.  
*Сабинин Д. А.* Физиология развития растений. М., Изд-во АН СССР, 1963.  
*Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М., «Высшая школа», 1962.  
*Скрипчинский В. В.* Очерк истории физиологии развития растений.— В сб. «Проблемы физиологии растений. Исторические очерки». М., «Наука», 1969.  
*Тимирязев К. А.* Основные задачи физиологии растений (1878).— Соч., т. V. М., Сельхозгиз, 1938.  
*Толмачев И. М.* К вопросу о физиологической природе стеблеобразования у озимей и сахарной свекловицы.— Труды Центральной ин-та сахарной промышленности, 1929, вып. 2.  
*Уайт Р.* Возделывание сельскохозяйств-

- венных растений и окружающая среда. М., ИЛ, 1949.
- Чайлахян М. Х. Гормональная теория развития растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1937.
- Чайлахян М. Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. М., Изд-во АН СССР, 1958.
- Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. М., «Наука», 1964.
- Эгиз С. А. К вопросу о фотопериодизме у сои и кукурузы.— Зап. Ленинградск. сельхоз. ин-та, 1928, 5, вып. 2.
- [Юнгес В.] Junges W. Zur Problematik des Zusammenhanges zwischen Entwicklung der Pflanze und klimatischer Umwelt unter besonderer Berücksichtigung der Stadientheorie.— Sitzungsber Dtsch. Acad. Landwirtsch. Wiss., 1958, 7, H. 16.

## К главе 17

- Амлинский И. Е. Некоторые проблемы становления многоклеточности. М., «Наука», 1967.
- Амлинский И. Е. Эволюционное учение.— В сб. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- Анфинсен К. Молекулярные основы эволюции. М., ИЛ, 1962.
- Берг Л. С. Номогенез. Птр., 1922.
- Берман З. И., Завадский К. М., Зеликман А. Л., Полянский В. И., Парамонов А. А. Современные проблемы эволюционного учения. М.—Л., «Наука», 1967.
- Бляхер Л. Я. Проблема наследования приобретенных признаков. М., «Наука», 1971.
- [Вандель А.] Vandel A. Evolution et autorégulation.— Année biol., 1962, 2, 4.
- [Вентребер П.] Winterebert P. Le Vivant, créateur de son évolution. Paris, 1962.
- [Гексли Дж.] Huxley J. Evolution, the modern synthesis. London, 1963.
- Гурфинкель Д. Моделирование экологических систем.— В сб. «Вычислительные устройства в биологии и медицине». М., «Наука», 1967.
- Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М., «Наука», 1969.
- Деляж И., Гольдсмит М. Теории эволюции. Птр., 1916.
- Дозель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., Изд-во АН СССР, 1954.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., «Наука», 1966.
- Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе.— В сб. «Проблемы развития в природе и обществе». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Завадский К. М. Проблема прогресса живой природы.— Вопросы философии, 1967, № 9.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1968.
- Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., «Наука», 1973.
- Завадский К. М., Ермоленко М. Т. К критике неомогенеза.— В сб. «Философские проблемы современной биологии». М.—Л., «Наука», 1966.
- Закономерности прогрессивной эволюции. Л., «Наука», 1972.
- Йоганнсен В. О наследовании в популяциях и чистых линиях. Л., Изд-во АН СССР, 1935.
- Камшилов М. М. Роль фенотипа в эволюции. I.— Генетика, 1967, № 12.
- Камшилов М. М. Роль фенотипа в эволюции. II.— Генетика, 1968, № 1.
- [Кено Л.] Cuénot L. La théorie de la préadaptation.— Scientia, 1916, 36.
- [Кено Л., Тетри А.] Cuénot L., Tétray A. L'évolution biologique. Les faits. Les incertitudes. Paris, 1951.
- Кроль Ю. Н. Моделирование частного принципа микроэволюционного процесса.— Биофизика, 1962, № 7.
- Кулагина О. С., Ляпунов А. А. К вопросу о моделировании эволюционного процесса.— В сб. «Проблемы кибернетики», 1966, № 16.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., ИЛ, 1968.
- Механизмы биологической конкуренции. М., «Наука», 1964.
- Оленов Ю. М. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Парамонов А. А. Курс дарвинизма. Изд-во МГУ, 1945.
- [Пайр С.] Wright S. Evolution in Mendelian populations.— Genetics, 1931, 16.
- [Ренш Б.] Rensch B. Evolution above the species level. London, 1959.
- [Роза Д.] Rosa D. L'Ologenese. Paris, 1931.
- Северцов С. А. О конгруэнциях и понятии целостности вида.— В сб. «Проблемы экологии животных», т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- [Симпсон Г. Г.] Simpson G. G. The major features of evolution. N. Y., 1953.
- [Симпсон Г. Г.] Simpson G. G. The history of life.— In «The evolution of life». Chicago, 1960.
- [Стеббинс Л.] Stebbins L. G. Adaptive radiation and trends of Evolution in Higher Plants.— Evolutionary biology, 1967, 1.
- Сукачев В. Н. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений.— Труды Петергофск. биол. ин-та, 1935, 15.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., «Наука», 1966.
- [Тейсье Ж.] Teisser G. Transformisme d'aujourd'hui.— Année biol., 1962, N 7—8.

- Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция.— Бот. журн., 1958, № 43.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. К теории вида.— Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, № 44.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.
- Филиппенко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М., 1926.
- [Фишер Р.] Fischer R. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
- [Форд Э.] Ford E. B. Ecological genetics. L., 1964.
- Холден Дж. Б. Факторы эволюции. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1935.
- Цингер Н. В. О подвиды большого погрэмка (*Alectorolophus major*). Вологда, 1928.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— В кн. «Классики советской генетики». Л., 1928.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, «Наука», 1969.
- [Шиндевольф О.] Schindewolf O. H. Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart, 1950.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1946.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», 1969.
- Шмидт Г. А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М., «Наука», 1968.
- Genetics and Twentieth Century Darwinism.— Gold Spring Harbor Sympos. on Quant. Biol. N. Y., 1959.
- Population Genetics: The nature and causes of genetics variability in populations.— Gold Spring Harbor Sympos. on Quant. Biol. N. Y., 1955.
- К главе 18**
- [Абель О.] Abel O. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena, 1929.
- Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Птр., 1922.
- Борисяк А. А. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1947.
- Вернадский В. И. Биосфера.— Избранные сочинения, т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Габуния Л. К. Палеонтология.— В кн. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- Габуния Л. К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси, «Мецниреба», 1969.
- Геккер Р. Ф. Задачи палеоэкологии в разработке проблемы эволюции органического мира.— Изв. АН СССР, серия биол., 1941, № 1.
- Глесснер М. Древнейшие бесскелетные организмы.— Природа, 1963, № 11.
- Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1948.
- Давиташвили Л. Ш. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Давиташвили Л. Ш. Вопросы дарвинизма в палеонтологии.— В кн. «Основы палеонтологии. Общая часть». М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Давиташвили Л. Ш. Теория полового отбора. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М., «Наука», 1969.
- Денере Ш. Превращения животного мира. Птр., 1921.
- Ежиков И. И. «Протерогенез» Шиндевольфа.— Успехи соврем. биол., 1940, 13, № 1.
- Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись.— Труды Палеонтолог. ин-та АН СССР, 1950, 24.
- Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе.— В сб. «Проблемы развития в природе и обществе». М.— Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Иванов А. Н. Антидарвинизм и метафизика в немецкой палеонтологии.— Уч. зап. Ярославск. пед. ин-та, 1945, вып. 6.
- Иванов А. Н. К вопросу о «профетической фазе» в эволюции *Kosmosceratidae*.— Бюлл. МОИП, отдел геол., 1945, 20, вып. 1—2.
- Кешмен Д. А. Фораминиферы. Л., Горно-геолнефтьиздат, 1933.
- Криштофович А. Н. Палеоботаника. Изд. 4-е. Л., Гостоптехиздат, 1957.
- Материалы к библиографии ученых СССР. Алексей Алексеевич Борисяк (1872—1944). М.— Л., Изд-во АН СССР, 1947.
- Организм и среда в геологическом прошлом. М., «Наука», 1966.
- [Осборн Г. Ф.] Osborn H. F. The age of mammals in Europe, Asia and North America. N. Y., 1910.
- [Осборн Г. Ф.] Osborn H. F. The titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. Washington, 1929.
- Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. М., Госгеолотехиздат, 1958—1964.
- [Пивеа Ж.] Piveteau J. Traité de paléontologie. Paris, 1952.
- Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ, 1948.
- Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. М., 1924.

- Степанов Д. Л. Неотенические явления и их значение для эволюции.— Вестник Ленинградск. ун-та, серия геол. и геогр., 1957, № 18, вып. 3.
- Степанов Д. Л. Принципы и методы биостратиграфических исследований. Л., Гостоптехиздат, 1958.
- Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции. Новые идеи в биологии.— В сб. «Общие вопросы эволюции». Птр., «Образование», 1915.
- Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л., «Наука», 1964.
- Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., «Наука», 1966.
- Шарден П. Т. де Феномен человека. М., «Прогресс», 1965.
- Шевырев А. А. Проблема древнейших организмов.— В сб. «Итоги науки. Стратиграфия и палеонтология», вып. 10, серия геол. М., 1967.
- Шиманский В. Н. Проблемы и задачи палеонтологических исследований. Изд-во МГУ, 1956.
- [Шиндewolf О. Г.] Schindewolf O. H. Grundfragen der Paläontologie. Schtuttgart, 1950.
- [Шиндewolf О. Г.] Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Mainz, 1961—1968.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М., «Наука», 1964.
- [Ярвик Э.] Jarvik E. Théories de l'évolution des Vertébrés reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les Vertébrés inférieurs. Paris, 1964.
- [Де Бер Г.] De Beer G. Embryos and ancestors. 3-d ed. Oxford, 1958.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных.
- Дорн А. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. М.—Л., Биомедгиз, 1937.
- Ежиков И. И. Соотношение онтогенеза и филогенеза.— Успехи соврем. биол., 1939, 11, вып. 2.
- Емельянов С. В. Темп индивидуального развития животных и его роль в эволюции.— Зоол. журн., 1966, 45, вып. 3.
- Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., «Сов. Наука», 1949.
- Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л., «Наука», 1968.
- Иванова-Казас О. М. Вопросы эволюции эмбрионального развития перепончатокрылых (Hymenoptera).— Труды Всес. энтомол. об-ва, 1954, № 44.
- Канаев И. И. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.—Л., «Наука», 1966.
- Крыжановский С. Г. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития (очерк теории исторического гетерогенезиса).— В сб. «Памяти акад. А. Н. Северцова», т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Лебедкин С. И. Биогенетический закон и теория рекапитуляции.— За марксистско-ленинское естествознание, 1932, вып. 3—4.
- Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М., «Сов. наука», 1955.
- Матвеев Б. С. Русская школа морфологов и ее роль в развитии дарвинизма.— Уч. зап. МГУ, 1946, вып. 103.
- Матвеев Б. С. Роль работ А. Н. Северцова в развитии эволюционной морфологии в СССР за последние 25 лет (1936—1961).— Труды Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1963, вып. 38.
- Мирзоян Э. Н. Сравнительная анатомия и эволюционная морфология животных.— В кн. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- Памяти академика А. Н. Северцова. М.—Л., Изд-во АН СССР, т. 1, 1939, т. 2, 1941.
- [Рассел Е.] Russell E. S. Form and function. A contribution to the history of animal morphology. London, 1916.
- [Ремане А.] Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, 1952.

#### К главе 20

Беклемишев В. Н. Морфологическая проблема животных структур (к кэтике некоторых из основных понятий гисто-

- логии).—Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. гос. ун-те, 1925, 3 (Приложение 1).
- Бляхер Л. Я.** Очерк истории морфологии животных. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Браун А. А., Михайлов В. П.** Теории тканевой эволюции А. А. Заварзина и Н. Г. Хлопина и вопрос об их творческом синтезе.—Архив анат., гистол. и эмбриол., 1958, 35, № 3.
- Винников Я. А.** Проблема эволюционной цито- и гистохимии.—Цитология, 1959, 1, № 2.
- [Геккель Э.] Haeckel E.** Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig, 1874.
- Геккель Э.** Теория гастрей, филогенетическая классификация животного царства и гомология зародышевых листков (1874).—В кн.: Ф. Мюллер — Э. Геккель. Основной биогенетический закон. Избранные работы. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- [Геккель Э.] Haeckel E.** Ursprung und Entwicklung der tierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-theorie.—Jenaische Z. Naturwiss, 1884, 8.
- Гербицкий Н. Л.** Анализ особенностей и взаимосвязи гистологических и анатомических структур в процессе эволюции вида и его значение для эволюционной гистологии.—Труды VI Всес. съезда анат., гистол. и эмбриол. Киев, 8—14 июля 1958 г., т. 1—2. Харьков, 1961.
- [Грей А.] Gray A. A.** The basis of tissue evolution and pathogenesis. Glasgow, 1937.
- Заварзин А. А.** Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. М.—Л., Медгиз, 1941.
- Заварзин А. А.** Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, вып. 1—2, (1945—1947). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955.
- Кнорре А. Г.** Гистогенетические рекапитуляции.—Журн. общей биол., 1947, 8, вып. 3.
- Кнорре А. Г., Михайлов В. П.** Принцип меторизиса В. М. Шимкевича и его значение для гистологии.—Архив анат., гистол. и эмбриол., 1961, 40, № 1.
- Михайлов В. П., Бирюков Д. А.** Эволюционно-морфологические и физиологические основы развития советской медицины. 2-е изд. Л., Медгиз, 1967.
- Румянцев А. В.** Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. М., Изд-во АН СССР, 1958.
- Северцов А. Н.** Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции (1925). 3-е изд. Изд-во МГУ, 1967.
- Северцов А. Н.** Морфологическая и гистологическая рекапитуляция (1935).—Собрание сочинений, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945.
- Северцов А. Н.** Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Хлопин Н. Г.** Система и пути эволюции эпителиальных тканей.—Успехи соврем. биол., 1935, 4, вып. 1.
- Хлопин Н. Г.** Общобиологические и экспериментальные основы гистологии. М., Изд-во АН СССР, 1946.
- Щелкунов С. И.** Клеточная теория и учение о тканях. Л., Медгиз, 1958.
- Щелкунов С. И.** Некоторые вопросы эволюционной гистологии.—Архив анат., гистол. и эмбриол., 1961, 40, вып. 12.
- [Эбнер В.] Ebner V.** Gewebeentwicklung und Phylogenese.—Anat. Anz., 1911, 38 (Erg. Heft.).

## К главе 21

- [Аббот Е.] Abbot H.** Certain chemical constituents of plants considered in relation to their morphology and evolution.—Bot. Gaz., 1886, N 10.
- [Аббот Е.] Abbot H.** The chemical basis of plant forms.—J. Franklin Inst., 1887, 124.
- Белозерский А. Н.** Полиукленновые кислоты и их связь с эволюцией ядерного аппарата растительной клетки.—Успехи соврем. биол., 1944, 18.
- Благовещенский А. В.** Биохимические основы эволюции организмов.—Соц. реконструкция и наука, 1935, вып. 5.
- Благовещенский А. В.** Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- [Галлир Г.] Hallier H.** Über die Anwendung der vergleichenden Phytochemie in der systematischen Botanik.—Compt. rend. XI<sup>me</sup> Congr. internat. Pharmacie, Teunu à Haye-Schèvevingue 17 au 21 Septembre 1913, t. 2.
- Голдовский А. М.** Очерки биохимических изменений организмов в ходе эволюции.—Журн. общей биол., 1948, 9, № 3.
- Голдовский А. М.** Биохимия и дарвинизм.—Биохимия, 1960, 25, вып. 1.
- Горизонты биохимии.** М., «Мир», 1964.
- Гулевич В. С.** Значение и направление развития сравнительной биологической химии животных (1933).—Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Данилевский А. Я.** Основное вещество протоплазмы и его видоизменение жизнью. СПб., 1894.
- Иванов С. Л.** Основной биохимический закон эволюции вещества в организмах.—Труды по прикл. бот., ген. и сел., 1926, 16, вып. 3.
- Иванов С. Л.** Эволюция вещества в растительном мире.—Изв. АН СССР, 1926 (IV серия), № 5—6.
- [Инграм В.] Ingram V. M.** The hemoglobins in genetics and evolution.—N. Y.—London, 1963.

Кастлер Г. Возникновение биологической организации. М., «Мир», 1967.

Крепс Е. М. Сравнительная биохимия мышц и эволюционное учение.— Природа, 1933, № 8—9.

Крепс Е. М. Фосфолипиды клеточных мембран нервной системы в развитии животного мира. Л., «Наука», 1967.

Мардашев С. Р., Семина Л. А. Аспарагин в животном организме.— Вопросы мед. химии, 1949, 1, вып. 1—2.

Ненцкий М., Мархлевский Л. К вопросу о химическом характере хлорофилла. Получение гемопиррола из филоцианина.— Архив биол. наук, 1902, 9, № 4.

[Нидхем Дж.] Needham J. The biochemical aspect of the recapitulation theory.— Biol. Rev., 1930, 5.

Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Происхождение предбиологических систем. М., «Мир», 1966.

[Ренш Б.] Rensch B. Evolution above the species level. N. Y., 1960.

Светлов П. Г. Субституции при образовании зародышевых листков.— Труды Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1959, вып. 27.

Северцов А. Н. Эволюция и эмбриология (1910).— Собрание сочинений, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945.

Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции (индивидуальное развитие и эволюция; 1912).— Собрание сочинений, т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1945.

Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории (1914).— Собрание сочинений, т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1945.

Северцов А. Н. Этюды по редукции органов у позвоночных животных (1931).— Собрание сочинений, т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1945.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.

Сисакян Н. М. Биохимия обмена веществ. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Степанов Д. Л. Неотенические явления и их значение для эволюции.— Вестник Ленинградск. ун-та, серия геол. и геогр., 1957, вып. 3, № 18.

Федотов Д. М. Обзор достижений в области морфологии и филогении беспозвоночных в СССР с 1917 по 1957 г.— Труды Ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1960, 31, вып. 6.

Флоркен М. Биохимическая эволюция. М., ИЛ, 1947.

Холдэйн Дж. Б. С. Факторы эволюции. М.—Л., Биомедгиз, 1935.

[Цукеркандль Эм., Полинг Л.] Zuckerkandl E., Pauling L. Les documents moléculaires de l'évolution.— Atomes, 1965, 20, N 227.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.

Шмальгаузен И. И. Эволюционная морфология.— В кн. «Математика и естествознание в СССР». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.

Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М., «Наука», 1964.

Щепотьев А. Биохимические основы эволюции.— В сб. «Новые идеи в биологии», вып. 5. Биохимия». СПб., 1914.

Эволюционная биохимия. Труды V Международного биохим. конгр. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Энгельгардт В. А. Некоторые проблемы современной биохимии. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Энгельгардт В. А. Пути химии в познании явлений жизни. М., «Наука», 1965.

## К главе 22

[Бернал Дж.] Bernall J. The physical basis of life. London, 1951.

[Бернал Дж.] Bernall J. The origin of life. London, 1967.

Вернадский В. И. Начало и вечность жизни. Птр., «Время», 1922.

Вернадский В. И. Биосфера. Л., Научн. хим.-технич. изд-во, 1926.

Возникновение жизни на Земле. Труды Международного симпозиума (1957 г.). М., Изд-во АН СССР, 1958.

Евринова Т. Н. Концентрирование веществ и действие ферментов в коацерватах. М., «Наука», 1966.

Комаров В. Л. Происхождение растений. М., Изд-во АН СССР, 1961.

[Ледюк С.] Leduc S. Les bases physiques de la vie. Paris, 1907.

Немилов А. В. Как появилась на Земле жизнь. Л., «Образование», 1924.

Опарин А. И., Фесенков В. Г. Жизнь во Вселенной. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. Изд. 3-е. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960.

[Опарин А. И.] Oparin A. I. The chemical origin of life. N. Y., 1964.

[Опарин А. И.] Oparin A. I. The origin of life and the origin of enzymes.— Advances in enzymology, 1965, 27.

Опарин А. И. Возникновение и начальное развитие жизни. М., «Медицина», 1966.

[Осборн Х.] Osborn H. The origin and evolution of life. London, 1918.

Проблемы эволюционной и технической биохимии. М., «Наука», 1964.

Происхождение предбиологических систем. М., «Мир», 1966.

Эволюционная биохимия. Труды V Меж-

- дународного биохим. конгр. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Холличер В. Природа в научной картине мира. М., ИЛ, 1960.
- Холодный Н. Г. Возникновение жизни и первичные организмы.— Изв. Армянск. филиала АН СССР, 1942, № 9—10.
- Шеффер А. Жизнь, ее природа, происхождение и сохранение. М.—Л., Госиздат, 1924.
- [Юри Г.] Urey H. The planets, their origin and development. New Haven, 1952.

## К главе 23

- [Агол В. И., Дрыгин Ю. Ф., Романова Л. И., Богданов А. А.] Agol W., Drygin G., Romanova L., Bogdanov A. Circular structures in preparations of the replicative form of encephalomyocarditis RNA.— FEBS Letters, 1970, 8.
- [Анфинсен К. Б., Габер Е., Села М., Уайт Ф. Г.] Anfinsen C. B., Haber E., Sela M., White F. H. The kinetic of formation of the reduced polypeptide chain.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1961, 47.
- [Астбери У. Т., Белл Ф. О.] Astbury W. T., Bell F. O. Some recent developments in the X-ray study of proteins and related structures.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 1938, 6.
- Баев А. А., Венкстери Т. В., Мирзабеков А. Д., Кругилина А. И., Ли Л., Аксельрод В. Д. Первичная структура валиновой транспортной РНК I пекарских дрожжей.— Молек. биол., 1967, 1.
- [Бартон К., Петерсен Г. Б.] Burton K., Petersen G. B. The frequencies of certain sequences of nucleotides in deoxyribonucleic acid.— Biochem. J., 1960, 75.
- Белозерский А. Н. On the nucleoproteins and polynucleotides of certain bacteria.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 1947, 12.
- Белозерский А. Н. О нуклеиновом комплексе ростков семян гороха.— Уч. зап. МГУ (Биология), 1935, 4.
- [Белозерский А. Н., Спири А. С.] Belozersky A. N., Spirin A. S. A correlation between the composition of deoxyribonucleic and ribonucleic acids.— Nature, 1958, 182.
- [Берг П., Оффенганд Е. Д.] Berg P., Offengand E. D. An enzymatic mechanism for linking aminoacids to RNA.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1958, 44.
- [Браше Ж.] Brachet J. La localisation des acides pentosenucleiques dans les tissus animaux et les ours d'amphibiens en voie de développement.— Arch. Biol., 1943, 53.
- Бреслер С. Е. Введение в молекулярную биологию. М.—Л., «Наука», 1966.
- Волькенштейн М. В. Молекулы и жизнь. М., «Наука», 1965.
- [Грюнберг-Манаго М., Ортиц Р. Д., Очоа С.] Grunberg-Manago M., Ortis P. J., Ochoa S. Enzymatic synthesis of nucleic acid-like polynucleotides.— Science, 1955, 122.
- [Гутте Б., Меррифилд Р. Б.] Gutte B., Merrifield R. B. The total synthesis of an enzyme with rubonuclease A activity.— J. Amer. Chem. Soc., 1969, 91.
- [Данн Д. Б., Смит Д. Д.] Dunn D. B., Smith D. D. The occurrence of 6-methylaminopurine in deoxyribonucleic acids.— Biochem. J., 1958, 68.
- [Жакоб Ф., Моно Ж.] Jakob F., Monod J. On the regulation of gene activity.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 1961, 26.
- [Касперсон Т.] Caspersson T. Studien über den Eiweissumsatz der Zelle.— Naturwissenschaften, 1941, 29.
- [Кендрю Д. К., Дикерсон Р. Е., Страндберг Б. Е., Харп Р. Г., Дэвис Д. Р., Филлипс Д. К., Шор В. К.] Kendrew J. C., Dickerson R. E., Strandberg D. E., Hart R. G., Davies D. R., Phillips D. C., Shore V. C. Structure of myoglobin. A three-dimensional Fourier synthesis at 2 Å resolution.— Nature, 1960, 185.
- [Корана Г.] Khorana G. Synthesis and structural analysis of polynucleotides.— J. Cell. and Compar. Physiol., 1959, 54.
- [Крик Ф. Г. К., Барнетт Л., Бреннер С., Уоттс-Тобин Р. Д.] Crick F. H. C., Barnett L., Brenner S., Watts-Tobin R. J. General nature of the genetic code for proteins.— Nature, 1961, 192.
- [Леман И. Р., Бессман М. Д., Симмс Е. С., Корнберг А.] Lehman I. R., Bessman M. J., Simms E. S., Kornberg A. Enzymatic synthesis of deoxyribonucleic acid. I. Preparation of substrates and partial purification of an enzyme from *Escherichia coli*.— J. Biol. Chem., 1958, 233.
- Любимова М. Н., Энгельгардт В. А. Адензинтрифосфатаза и миозин мышц.— Биохимия, 1939, 4.
- [Маркхэм Р., Смит Д. Д.] Markham R., Smith J. D. The structure of ribonucleic acids.— Biochem. J., 1952, 52.
- [Мезельсон М., Сталь Ф. У.] Meselson M., Stahl F. W. The replication of DNA in *Escherichia coli*.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1958, 44.
- [Моно Ж., Шанже Ж. П., Жакоб Ф.] Monod J., Changeux J. P., Jacob F. Allosteric proteins and cellular control systems.— J. Mol. Biol., 1963, 6.
- [Ниренберг М. В., Маррей Д. Г.] Nirenberg M. W., Matthaei J. H. The dependence of cell-free protein synthesis in *E. coli* upon naturally occurring or synthetic polyribonucleotides.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1961, 47.
- [Перуц М. Ф.] Perutz M. F. Relation between structure and sequence of haemoglobin.— Nature, 1962, 194.



[Полинг Л., Кори Р. Б., Брансон Г.] *Pauling L., Corey R. B., Branson H. R.* The structure of proteins: two hydrogen-bonded helical configurations of the polypeptide chain.—*Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1951, 37.

Пригожин И. Введение в термодинамику необратимых процессов. М., ИЛ, 1960.

Спириин А. С., Белозерский А. Н., Шугаева Н. В., Ванюшин Б. Ф. Изучение видовой специфичности нуклеиновых кислот у бактерий.—*Биохимия*, 1957, 22.

[Стенли У. М.] *Stanley W. M.* Isolation of a crystalline protein possessing the properties of tobacco mosaic virus.—*Science*, 1935, 81.

[Тиселиус А.] *Tiselius A.* Electrophoresis of serum globulin.—*Biochem. J.*, 1937, 31.

[Уотсон Д. Д., Крик Ф. Г. К.] *Watson J. D., Crick F. H. C.* A structure for deoxyribose nucleic acid.—*Nature*, 1953, 171.

Физико-химические аспекты возбуждения и проведения.—*Труды МОИП*, 1970, 45, отд. биол., серия биофизики.

Физико-химические механизмы злокачественного роста.—*Труды МОИП*, 1970, 32, отд. биол., серия биофизики и радиобиол.

Физико-химические основы авторегуляции в клетках.—*Труды МОИП*, 1968, 28, отд. биол., секция биофизики и радиобиол.

[Франклин Р. Е.] *Franklin R. E.* Structure of tobacco mosaic virus.—*Nature*, 1955, 175.

[Френкель-Конрат Г.] *Fraenkel-Conrat H.* The role of the nucleic acid in the reconstitution of active tobacco mosaic virus.—*J. Amer. Chem. Soc.*, 1955, 78.

[Херши А. Д., Чейз М.] *Hershey A. D., Chase M.* Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage.—*J. Gen. Physiol.*, 1952, 36.

Хесин Р. Б., Петрашкяйте С. К., Толюшис Л. Э., Пауласкяйте К. П. Синтез белка в изолированных цитоплазматических гранулах.—*Биохимия*, 1957, 22.

[Хогланд М. В., Стефенсон М. Л., Скотт Д. Ф., Хехт Л. Д., Замечник П. К.] *Hogland M. V., Stephenson M. L., Scott J. F., Hecht L. J., Zamecnik P. C.* A soluble ribonucleic acid intermediate in protein synthesis.—*J. Biol. Chem.*, 1958, 231.

Холли Р. Последовательность нуклеотидов в одной нуклеиновой кислоте.—*В кн. «Молекулы и клетки»*. М., «Мир», 1968.

[Чаргафф Э.] *Chargaff E.* Chemical specificity of nucleic acids and mechanism of their enzymatic degradation.—*Experientia*, 1950, 6.

[Эвери О. Т., Маклеод К. М., Маккарти М.] *Avery O. T., MacLeod C. M., McCarty M.*

Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. Induction of transformation by a deoxyribonucleic acid fraction isolated from pneumococcus type 3.—*J. Exper. Med.*, 1944, 79.

## К главе 24

Белозерский А. Н., Спириин А. С. Химия нуклеиновых кислот микроорганизмов.—*В кн. «Нуклеиновые кислоты»*. М., ИЛ, 1962.

Бензер С. Тонкая структура гена.—*В кн. «Химические основы наследственности»*. М., ИЛ, 1961.

[Бидл Ж., Татум Э.] *Beadle G. W., Tatum E. L.* Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora*.—*Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1941, 27.

Браше Ж. Биохимическая цитология. М., ИЛ, 1960.

Бреслер С. Е. Введение в молекулярную биологию. М.—Л., «Наука», 1966.

Ванюшин Б. Ф., Белозерский А. Н. Нуклеотидный состав дезоксирибонуклеиновых кислот высших растений.—*Докл. АН СССР*, 1959, 129.

Волкин Э., Астрахан Л. Метаболизм РНК в клетках *Escherichia coli*, зараженных фагом Т2.—*В сб. «Химические основы наследственности»*. М., ИЛ, 1961.

[Гамов Г.] *Gamov G.* Possible relation between deoxyribonucleic acid and protein structure.—*Nature*, 1954, 173.

Гамов Г., Рич А., Икас М. Проблема передачи информации от нуклеиновых кислот к белкам.—*В кн. «Вопросы биофизики»*. М., ИЛ, 1957.

Гро Ф. Биосинтез белков в интактных бактериальных клетках.—*В кн. «Нуклеиновые кислоты»*. М., ИЛ, 1962.

Дельбрюк М. Эксперименты с бактериальным вирусом (бактериофагом).—*В кн. «Онтогенез вирусов»*. М., ИЛ, 1956.

Жакоб Ф., Вольман Э. Пол и генетика бактерий. М., ИЛ, 1962.

[Жакоб Ф., Моно Ж.] *Jacob F., Monod J.* On the regulation of gene activity.—*Cold Spring Harbor Sympos. on Quant. Biology*, 1961, 26.

Жакоб Ф., Моно Ж. Детерминация и специфическая регуляция синтеза белков.—*Труды V Международного биохим. конгр. симпозиум I*. М., Изд-во АН СССР, 1962.

[Касперссон Т.] *Caspersson T.* Cell growth and cell function. N. Y., Norton, 1950.

Кедровский Б. В. Нуклеиновые кислоты клеточной протоплазмы.—*Успехи соврем. биол.*, 1942, 15, вып. 3.

Кедровский Б. В. Рибонуклеиновая кислота и ее роль в развитии и функции клетки.—*Успехи соврем. биол.*, 1951, 31, вып. 1.

- [Кельнер А.] *Kelner A.* Photoreactivation on ultraviolet irradiated *E. coli* with special reference to the dose reduction principle and ultraviolet-induced mutation.— *J. Bacteriol.*, 1949, 58.
- Кольцов Н. К. Физико-химические основы морфологии. Тезисы докладов 3-го Всероссийск. съезда зоол. анат. и гистол., проходившего в Ленинграде 14—20.XII 1927. М.—Л., Госиздат, 1928.
- [Корнберг А., Леман М., Симс Э.] *Kornberg A., Lehman I. C., Simms E. S.* Polydesoxyribonucleotide synthesis by enzymes from *Escherichia coli*.— *Federat. Proc.*, 1956, 15.
- Крик Ф., Барнет Л., Бреннер С., Ватс-Тобин Р. Общая природа генетического кода для белков.— В кн. «Молекулярная генетика». М., ИЛ, 1963.
- Мейсель М. Н. Влияние хлороформа на развитие дрожжей.— *Микробиол. журн.*, 1928, 4.
- [Месельсон М., Сталь Ф.] *Meselson M., Stahl F. H.* The replication of DNA in *Escherichia coli*.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1958, 44.
- Надсон Г. А., Филиппов Г. С. О влиянии рентгеновых лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов (Мисогасеае).— *Вестник рентгенологии, радиологии*, 1925, 3.
- Ниренберг М., Маттеи Г. Зависимость синтеза белка в бесклеточной системе от природных или синтетических полирибонуклеотидов.— В сб. «Молекулярная генетика». М., ИЛ, 1963.
- [Оказаки Р., Оказаки Т., Сакабе К., Сугимото К., Сугино А.] *Okazaki R., Okazaki T., Sakabe K., Sugimoto K., Sugino A.* Mechanism of DNA chain growth. I. Possible discontinuity and unusual secondary structure of newly synthesized chains.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1968, 59.
- Сойфер В. Н. Очерки истории молекулярной генетики. М., «Наука», 1970.
- Спиринов А. С., Белозерский А. Н. Сравнительное изучение состава рибонуклеиновых кислот у различных видов бактерий.— *Докл. АН СССР*, 1957, 113.
- Спиринов А. С., Гаврилова Л. П. Рибосома. М., «Наука», 1968.
- [Сталь Ф.] *Stahl F. W.* Radiobiology of bacteriophage.— In «*The Viruses*», v. II. N. Y., Acad. Press, 1951.
- [Стэдман Э., Стэдман Е.] *Stedman E., Stedman E.* The basic proteins of cell nuclei.— *Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B*, 1951.
- Тейлор Дж. Г. Репликация и организация ДНК в хромосомах.— В кн. «Молекулярная генетика», ч. 1, М., «Мир», 1964.
- Уотсон Д., Крик Ф. Структура дезоксирибонуклеиновой кислоты.— В кн. «Проблемы цитофизиологии». М., ИЛ, 1957.
- Холли Р., Ангар Д., Эверетт Г., Медисон Д., Мериал С., Замир А. Химия индивидуальных транспортных рибонуклеиновых кислот.— В кн. «Синтез и структура нуклеиновых кислот». М., «Мир», 1966.

## К главе 25

- [Атертон Дж.] *Atherton J. G.* Formation of tobacco mosaic virus in animal cell culture.— *Arch. ges. Virusforsch.*, 1968, 24.
- [Байль О.] *Bail O.* Bakteriophag Wirkungen gegen Elexner- und Koli-Bakterien.— *Wien. klin. Wochschr.*, 1921.
- [Бензер С.] *Benzer S.* Fine structure of a genetic region in bacteriophage.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1955, 41.
- [Бернет Ф., Мак-Ку М.] *Burnet F. M., McKie M. K.* Observations on a permanently lysogenic strain of *B. enteritidis* Gäertner.— *Austral. J. Exper. Biol. and Med. Sci.*, 1929, 6.
- [Борде Ж.] *Bordet J.* The theories of the bacteriophage.— *Proc. Roy. Soc. London*, 1931, 107.
- [Боуден Ф., Пире Н.] *Bawden F. C., Pirie N. W.* Crystalline preparation of tomato bushy stunt virus.— *Brit. J. Exper. Pathol.*, 1938, 19.
- [Боуден Ф., Пире Н., Бернал Дж., Фанкухен Л.] *Bawden F. C., Pirie N. W., Bernal J. D., Fankuchen J.* Liquid crystalline substances from virus infected plants.— *Nature*, 1968, 138.
- [Вольман Э.] *Wollman E.* Bactériophagie et processus similaires Hérité ou infection?— *Bull. Inst. Pasteur*, 1928, 26.
- [Гамалея Ф.] *Gamaleya F.* Bakteriolyse.— *Zbl. Bakteriol. Parasitenkunde und Infektionskrankh.*, 1899, 26.
- Гольдин М. И. Вирусные включения в растительной клетке и природа вирусов. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- [Дерман А.] *Doerman A. H.* Intracellular growth of bacteriophage.— *Carnegie Inst. Washington Year Book*, 1948, 47.
- [Джонс Р.] *Jons R. A.* Potato mop-top virus and evidence for its transmission by *Spongopora Subterranea*.— *Abstr. Papers. First Internat. Congr. Plant Pathol.* London, 1968.
- [Доорен де Йонг Л.] *Dooren de Jong L. E.* Studien über Bakteriophagie. I. Veber Bac megatherium und den darin anwesenden Bakteriophag.— *Zbl. Bakteriol. Parasitenkunde und Infektionskrankh.* 1931, 1, Orig., 120.
- д'Эррель Ф. Бактериофаг и его значение для иммунитета. М.—Л., 1926.
- Зильбер Л. А. О взаимодействии опухолевых вирусов и клеток (вирусо-генетическая концепция генеза опухолей).— *Вопросы вирусологии*, 1961, № 1.

- [Исаакс А., Линдемэнн И.] *Isaacs A., Lindemann I.* Virus interference. I. The interferon. II. Some properties of interferon.—Proc. Roy. Soc. London, 1957, 147B.
- Жданов В. М., Гайдамович С. Я. Виро-логия. М., «Медицина», 1966.
- [Кэмпбелл Р.] *Campbell R. N.* Relationship between the lettuce big vein virus and its vector *Olpidium brassicae*.—Nature, 1962, 195.
- [Львов А.] *Lwoff A.* Lysogeny.—Bacteriol. Rev., 1953, 17, N 3.
- [Львов А., Гутман А.] *Lwoff A., Gutmann A.* Recherches sur un *Bacillus megatherium* lysogène.—Ann. Inst. Pasteur, 1950, 78.
- [Мак Кинли Ж.] *McKinley E. B.* Sérum antilytique obtenu par immunisation contre une bactérie normale.—Compt. rend. Soc. biol., 1925, 93.
- [Манакер Р. А., Групе В.] *Manaker R. A., Groupe V.* Discrete foci of altered chicken embryo cells associated with Rous sarcoma virus in tissue cultures.—Virology, 1956, 2.
- [Мандри К.] *Mundry K. W.* Plant virus-host cell relations.—Annual. Rev. Phytopathol., 1963, 1.
- Мэтьюз Р. Вирусы растений. М., «Мир», 1973.
- [Роув В., Баум С.] *Rowe W. P., Baum S. G.* Evidence for a possible genetic hybrid between adenovirus type 7 and SV 40 viruses.—Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1964, 52.
- Рыжков В. Л. Фитопатогенные вирусы. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
- [Стенли У. М.] *Stanley W. M.* Soviet studies on viruses.—Science, 1944, 99, N 2564.
- Стент Г. Молекулярная биология вирусов бактерий. М., «Мир», 1965.
- Сухов К. С. Столбур пасленовых и меры борьбы с ним. М., Пищепромиздат, 1946.
- [Темин Х., Мицутани С.] *Temin H. M., Mizutani S.* RNA-dependent DNA polymerase in virions of Rous sarcoma virus.—Nature, 1970, 226.
- [Тьюор Ф.] *Twort F. W.* An investigation on the nature of ultramicroscopic viruses.—Lancet, 1915, 2.
- [Фримен В.] *Freeman V. J.* Studies on the virulence of bacteriophage-infected strains of *Corynebacterium diphtheriae*.—J. Bacteriol., 1951, 61.
- [Ханафуза Х., Ханафуза Т., Рубин Х.] *Hanafusa H., Hanafusa T., Rubin H.* The defectiveness of Rous sarcoma virus.—Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1963, 49.
- [Ханкин М.] *Hankin M.* Les microbes des rivières de l'Inde.—Ann. Inst. Pasteur, 1896, 10.
- [Харт Р., Смит Дж.] *Hart R. G., Smith J. D.* Interactions of ribonucleotide polymers with tobacco mosaic virus protein to form virus-like particles.—Nature, 1956, 178, N 4536.
- [Херст Г. К.] *Hirst G. K.* The agglutination of red cells by allantoic fluid of chick embryos infected with influenza virus.—Science, 1941, 94.
- [Херши А., Чейз М.] *Hershey A. D., Chase M.* Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage.—J. Gen. Physiol., 1952, 36.
- [Холлингс М.] *Hollings M.* Viruses associated with a die-back disease of cultivated mushrooms.—Nature, 1962, 196, N 4858.
- [Эллис Э., Дельбрюк М.] *Ellis E. L., Delbrück M.* The growth of bacteriophage.—J. Gen. Phys., 1939, 22.
- [Элфорд В., Эндриус К.] *Elford W. J., Andrews C. H.* The sizes of different bacteriophages.—Brit. J. Exper. Pathol., 1932, 13.
- [Эпплгард Р.] *Appleyard R.* Segregation of lambda lysogenicity during bacterial recombination in *E. coli* K-12.—Genetics, 1954, 39.

## К главе 26

- [Ансель П., Вентанберже П.] *Ancel P., Ventenberger P.* Recherches sur le déterminisme de la symétrie bilatérale dans l'oeuf des Amphibiens.—Bull. biol. France Belg., 1948, Suppl. 31.
- Астауров Б. Л., Острякова-Варшавер В. П. Получение полного гетероспермного андрогенеза у межвидовых гибридов шелковичного червя.—Изв. АН СССР, серия биол., 1957, № 2.
- [Бовери Т.] *Boveri Th.* Zellenstudien. Heft III.—Jenaische Z., 1890, 24.
- [Бовери Т.] *Boveri Th.* Die Polarität von Oocyte Ei und Larve des Strongylozentrotus lividus.—Zool. Jahrb., Anat. Ontol., 1901, 14.
- Браше Ж. Биохимическая эмбриология. М., ИЛ, 1961.
- [Браун Д. Д., Дэвид Дж. Б.] *Brown D. D., Dawid J. B.* Specific gene amplification in oocytes.—Science, 1968, 160.
- [Браун Д. Д., Литтна Э.] *Brown D. D., Littna E.* Variations in the synthesis of stable RNA' during oogenesis and development of *Xenopus laevis*.—J. Mol. Biol., 1964, 8, N 5.
- [Бриггс Р., Кинг Т.] *Briggs R., King M. I.* Nucleocytoplasmic interactions in eggs and embryos.—The Cell, 1959, 1.
- [Вада С., Коллир Дж., Дэн Дж.] *Wada S. K., Collier J. R., Dan J. C.* Studies on the acrosome.—Exptl. Cell Res., 1956, 10.
- [Ван Бенеден Э.] *Van Beneden E.* Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire.—Arch. Biol., 1883, 4.
- Васильев Ю. М., Маленков А. Г. Клеточ-

- ная поверхность и реакции клеток. Л., «Медицина», 1968.
- [Вильсон Э.] *Wilson E. B.* Archoplasm, centrosome and chromatin in the sea-urchin egg.— *J. Morphol.*, 1895, 11.
- [Гартман М.] *Hartmann M.* Die Sexualität. 2 Aufl. Stuttgart, 1956.
- Гейльбрун Л. Динамика живой протоплазмы. М., ИЛ, 1957.
- [Гертвиг О.] *Hertwig O.* Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies.— *Morphol. Jahrb.*, 1875, 1, H. 4.
- [Гертвиг О., Гертвиг Р.] *Hertwig O., Hertwig R.* Über die Befruchtungs- und Teilungs-Vorgänge...— *Jenaische Z.*, 1887, 20.
- [Гёрдон Дж. Б.] *Gurdon J. B.* The transplantation of nuclei between two subspecies of *Xenopus laevis*.— *Heredity*, 1961, 16, pt 3.
- [Гёрдон Дж. Б.] *Gurdon J. B.* The transplantation of living cell nuclei.— In «Advances in Morphogenesis», v. 4. N. Y., 1964.
- [Гёрдон Дж. Б., Вудланд Х. Р.] *Gurdon J. B., Woodland H. R.* The cytoplasmic control of nuclear activity in animal development.— *Biol. Rev.*, 1968, 43.
- Гинзбург А. С. Блокирование полиспермии при оплодотворении яиц осетровых и лососевых рыб и роль кортикальных гранул (альвеол) в этом процессе.— *Журн. общей биол.*, 1960, 21.
- Гинзбург А. С. Оплодотворение у рыб и проблемы полиспермии. М., «Наука», 1968.
- [Давидсон Э., Хоу Б.] *Davidson E. H., Hough B. R.* High sequence diversity in RNA synthesized at the lampruch stage of oögenesis.— *Proc. Nat. Acad. Sci USA*, 1969, 63.
- [Дальк А.] *Dalcq A.* Les bases physiologiques de la fécondation et de la parthénogénèse. Paris, 1928.
- [Дас К., Кауфман Б., Гэй Х.] *Das C. S., Kaufman B. P., Gay H.* Histon-protein transition in *Drosophila melanogaster*.— *Exper. Cell Res.*, 1964, 35.
- [Деляж И.] *Delage I.* Etudes expérimentales sur la maturation, cytoplasmique etc.— *Arch. zool. expér. gen.*, 1901, 9.
- Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетрины, белуги) в связи с вопросами их разведения. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- [Джаст Э.] *Just E. E.* The relation of the first cleavage-plane to the entrance-point of the sperm.— *Biol. Bull.*, 1912, 22.
- Дорфман В. А. Физико-химические основы оплодотворения. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- [Дэн Дж.] *Dan J. C.* The acrosome reaction.— *Internat. Rev. Cytol.*, 1956, 5.
- [Колвин Л., Колвин А.] *Colwin L. H., Colwin A. L.* The fertilization reaction in the egg of *Saccoglossus kowalevskii*.— *Biol. Bull.*, 1949, 97.
- [Конклин Э.] *Conclin E. G.* The individuality of the germ-nuclei during the cleavage of the egg of *Crepidula*.— *Biol. Bull.*, 1901, 2.
- [Конклин Э.] *Conclin E. G.* Organ-forming substances in the eggs of Ascidians.— *Biol. Bull.*, 1905, 13.
- [Лёб Ж.] *Loeb J.* La fécondation chimique. Paris, 1911.
- Лилли Ф. Проблемы оплодотворения. М., Биомедгиз, 1924.
- Лопашов Г. В., Строева О. Г. Развитие глаза в свете экспериментальных исследований. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- [Мевес Ф.] *Meves F.* Die Chondriosomen als Trägers erblicher Anlagen.— *Arch. mikrosop. Anat.*, 1908, 72.
- [Мевес Ф.] *Meves F.* Was sind die Plastosomen?— *Anat. Anz.*, 1914, 85.
- [Морикар Р., Гийон Г.] *Moricard R., Guillon G.* Observations du microscopie électronique sur la pénétration spermatique dans la membrane pellucide de l'oeuf des mammifères.— *Féderat. Soc. gynécol., obstétr.*, 1960, 12.
- Нейфах А. А. Сравнительное рациональное исследование морфогенетических функций ядер в развитии животных.— *Журн. общей биол.*, 1961, 22, № 1.
- Некрасов А. Д. Оплодотворение в животном царстве. История проблемы. М.— Л., 1930.
- Ротшильд Л. Оплодотворение. Пер. В. А. Дорфмана. М., ИЛ, 1958.
- [Рюккерт И.] *Rückert I.* Zur Befruchtung von Cyclops.— *Anat. Anz.*, 1895, 10.
- Скаткин П. Н. Биологические основы искусственного рыборазведения. Исторический очерк. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- [Смит Л. Д.] *Smith L. D.* The role of a «germinal plasm» in the formation of primordial germ cells in *Rana pipiens*.— *Developm. Biol.*, 1966, 14.
- [Спирун А. С.] *Spirin A. S.* On «masked» forms of messenger RNA in early embryogenesis and in other differentiating systems.— In «Current Topics in Developmental Biology», v. 1. N. Y.— London, 1966.
- Спирун А. С., Гаврилова Л. П. Рибосома. М., «Наука», 1968.
- [Сцоллози Д., Рус Г.] *Szollosi D. G., Ris H.* Observations on sperm penetration in the rat.— *J. Biophys. and Biochem. Cytol.*, 1961, 10.
- [Тидеманн Х.] *Tiedemann H.* Inducers and inhibitors of embryonic differentiation, their chemical nature and mechanism of action.— In «Morphological and Biochemical Aspects of Cytodifferentiation». Basel — N. Y., 1967.
- [Фоль Г.] *Fol H.* Recherches sur la fécondation et la commencement de l'hénogé-

- nie.— Mém. Soc. phys. et hist. natur. Genève, 1879, 26.
- [Хагстрём Б., Рунстрём Т.] Hagström B., Runnström T. Refertilization of partially fertilized sea-urchin eggs.— Exper. Cell Res., 1959, 16.
- [Харрис Х.] Harris H. Nucleus and cytoplasm. Oxford Univ. Press, 1968.
- [Хесс О.] Hess O. Genetic control of differentiation in male germ line cells of Drosophila.— In «Morphological and Biochemical Aspects of Cytodifferentiation». Basel — N. Y., 1967.

## К главе 27

- Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни.— Бюлл. МОИП, 1964, 69 (2).
- Бочаров В. Г. Биологическая трансформация и обмен энергии и вещества в океане.— Океанология, 1967, 7, вып. 5.
- Вернадский В. И. Биосфера. Л., Научн. хим.-технич. изд-во, 1926.
- Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., «Наука», 1965.
- Вильямс В. Р. Почвоведение.— Собрание сочинений, т. 6. М., Сельхозгиз, 1949—1952.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР, 1961.
- Драчев С. М. Борьба с загрязнением рек, озер, водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1964.
- Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. М., «Прогресс», 1968.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968.
- Зенкевич Л. А. Материалы к сравнительной биогеоценологии суши и океана.— Журн. общей биол., 1967, 28, № 5.
- Камшилов М. М. Принципы организации живой природы.— Природа, 1969, № 2.
- Камшилов М. М. Ноогенез.— Журн. общей биол., 1970, 31, № 1.
- Кобленц-Мишке О. И., Волковинский В. В., Кабанова Ю. Г. Новые данные о величине первичной продукции Мирового океана.— Докл. АН СССР, 1968, серия биол., 183, № 5.
- Ковда В. А. Биосфера и человечество.— В сб. «Биосфера и ее ресурсы». М., «Наука», 1971.
- Кожов М. М. Биология озера Байкал. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Куражковский Ю. Н. Очерки природопользования. М., «Мысль», 1969.
- Лазарев Н. В. Введение в геогигиену. М.— Л., «Наука», 1966.
- [Лотка А.] Lotka A. J. Elements of physical biology. Baltimore, 1925.
- Макфелъен Э. Экология животных. М., «Мир», 1965.

- Наумов Н. П. Взаимодействие со средой единичных организмов и популяций животных.— В сб. «Философские вопросы биологии». Изд-во МГУ, 1956.
- [Нихольсон М.] Nicholson Max. The Environmental revolution. N. Y., 1970.
- Ничипорович А. А. Фотосинтез.— Природа, 1967, № 6.
- Одум Е. Экология. М., «Просвещение», 1968.
- Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Природа и общество. М., «Наука», 1968.
- Рабинович Е. Фотосинтез. М., ИЛ, 1951.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.— Л., «Наука», 1965.
- Руткевич М. Н., Шварц С. С. Философские проблемы управления биосферой.— Вопросы философии, 1971, № 10.
- Сукачев В. Н. Биогеоценология и фитоценология.— Докл. АН СССР, 1945, 47, № 6.
- Сукачев В. Н. Основные современные проблемы биоценологии.— Журн. общей биол., 1965, 26, № 3.
- Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М., «Прогресс», 1965.
- Шилин К. И. «Экологическая революция» в современной западной науке.— Вопросы философии, 1972, № 11.
- Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. М., ИЛ, 1960.

## К главе 28

- [Армстронг Г.] Armstrong H. Principles and Practice of Medicine. Baltimore, 1952.
- Барер А. С. Предел переносимости человеком поперечнодействующих ускорений и физиологические реакции организма.— Проблемы космической биол., 1962, 2.
- [Бондуран С., Кларк Н., Бланшар В., Миллер Х., Хессберг Р., Хуар Е.] Bondurant S., Clarke N. P., Blanchard W. G., Miller H., Hessberg R. R., Hiatt E. P. Human tolerance to some of the accelerations anticipated in space flight.— U. S. Armed Forces Med. J., 1958, 9, N 8.
- [Бэрри Ч.] Berry Ch. A. Space medicine in perspective. A critical review of the manned space program.— JAMA, 1967, 201, N 21.
- Васильев П. В., Котовская А. Р. Физиологические реакции человека при воздействии перегрузок во время космических полетов.— XVI Международный астронавт. конгр. М., «Наука», 1965.
- Вернадский В. И. Биосфера. Л., Научное хим.-технич. изд-во, 1926.
- Воскресенский А. Д. Развитие основных направлений космической биологии и

- медицины.— В кн. «Итоги науки. Физиология человека и животных». М., ВИНТИ, 1964.
- Газенко О. Г. Некоторые проблемы космической биологии.— Вестник АН СССР, 1962, № 1.
- Газенко О. Г., Гюрджян А. А. Физиологические эффекты гравитации.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 6. М., «Наука», 1967.
- [Гауэр О., Зуйдема Г.] *Gauer O. H., Zuidema G. D.* Gravitational stress in aerospace medicine. London, 1961.
- Генин А. М. Некоторые принципы формирования искусственной среды обитания в кабинах космических кораблей.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 3. М., «Наука», 1964.
- [Генри Дж., Баллингер Е., Маер Р., Симонс Д.] *Henry J. P., Ballinger E. R., Maher P. J., Simons D. G.* Studies of the subgravity state during rocket flight.— *J. Aviat. Med.*, 1952, 23, N 5.
- [Гринфилд Д.] *Greenfield D. M.* Effect of acceleration on cats with and without water immersion.— *J. Physiol.*, 1945, 104, N 1.
- Гюрджян А. А. Радиобиологические проблемы космических полетов.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 1. М., «Наука», 1962.
- [Дирингсхофен Г.] *Diringshofen H.* Über die Wirkung von Beschleunigungen im Fluge auf den Menschen.— *Z. Flugtechnik und Motorluftschiffahrt*, 1933, N 21.
- Имшенецкий А. А. Возможность существования и методы обнаружения жизни вне Земли.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 1. М., «Наука», 1962.
- [Кларк Р., Гламанн Х., Бальк Б., Танг П., Фултон И., Грэйбил А., Фогель И.] *Klarck R., Glammann H., Balke B., Tang P., Fulton I., Graybiel A., Vogel I.* Basic research problems in space medicine.— *Aerospac med.*, 1960, 31, N 7.
- [Конесси Э.] *Konessi E. B.* Manned space flight safety. 18-th Internat. Astronaut. Congr. Belgrade, 1967, 4.
- [Кэмпбелл П.] *Campbell P. A.* Medical aspects of ambient radiations of extraterrestrial space.— *JAMA*, 1960, 172, N 7.
- [Ламберт Э., Вуд Э.] *Lambert E. H., Wood E. H.* Problem of blackout and unconsciousness in aviators.— *Med. Clin. North Amer.*, 1946, 30.
- Малкин В. Б. Проблемы биологии космического полета.— Природа, 1959, № 10.
- [Маргариа Р., Геллиеротти Т., Спинелли Д.] *Margaria R., Gualtierotti T., Spinelli D.* Protection against acceleration forces in animal by immersion in water.— *J. Aviat. Med.*, 1958, 29.
- [Мэйо А.] *Mayo A. M.* Some survival aspects of space travel.— *Electron. Industries*, 1959, 18, N 2.
- Ничипорович А. А. Создание обитаемой среды в будущих космических полетах человека.— В кн. «Космос», 1. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Парин В. В. Медико-биологические исследования в космосе.— Вестник АН СССР, 1966, № 4.
- [Сэган К.] *Sagan C.* Planetary environments and biology.— *Astronaut. and Aeronaut.*, 1966, 4, N 7.
- Сергеев А. А. Очерки по истории авиационной медицины. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Спасский В. А. Высотные скафандры и герметические кабины для стратосферной авиации.— Вестник воздушного флота, 1938, № 5.
- [Стэпп Дж.] *Stapp J. P.* Human tolerance to accelerations of space flight.— In «Physics and Medicine of the Atmosphere and Space». N. Y.—London, 1960.
- Стрельцов В. В. Влияние высоты и ускорений на организм летчика. М.—Л., Военмориздат, 1945.
- [Уэлч Б., Робертсон В.] *Welch B. E., Robertson W. G.* Spacecraft Atmosphere Selection. 17th Internat. Astronaut. Congr., 1967, 5.
- [Хичкок Д., Лавлок Г.] *Hitchcock D., Lovelock G.* Life detection by atmospheric analysis.— *Icarus*, 1967, 7, N 12.
- Циолковский Э. К. Собрание сочинений, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Шепелев Е. Я. Некоторые проблемы экологии человека в условиях замкнутых систем круговорота вещества.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 4. М., «Наука», 1965.
- Шепли Х. Звезды и люди. М., ИЛ, 1962.
- [Шефер К.] *Schaefer K. E.* Selecting a space cabin atmosphere.— *Astronautics*, 1959, 4, N 2.
- Шкловский И. С. Вселенная, жизнь, разум. Изд. 2-е. М., «Наука», 1965.
- [Янг Р., Поппатперума К.] *Young R. S., Poppatperuma K.* A biogenic synthesis on Mars.— *Life Sci. and Space Res.*, 1965, 3.

## К главе 29

- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., «Медицина», 1968.
- Ангер М. Кибернетика и развитие. М., «Мир», 1970.
- Арбиб М. Мозг, машина и математика. М., «Наука», 1968.
- Аршавский Ю. И., Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М. Анализ функциональных свойств дендритов в связи с их структурой.— В сб. «Модели структурно-функ-



- циональной организации некоторых биологических систем». М., «Наука», 1966.
- Аткинсон Р., Бауэр Г., Кротерс Э. Введение в математическую теорию обучения. М., «Мир», 1969.
- Аттли О. М. Машины условной вероятности и условные рефлексы.— В сб. «Автоматы». М., ИЛ, 1956.
- Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М., 1935.
- Белоусов Л. В. Поля и клеточные взаимодействия в морфогенезе.— В сб. «Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте». М., «Наука», 1970.
- Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М. Электрическое поведение миокарда как системы и характеристики мембран клеток сердца.— В сб. «Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем». М., «Наука», 1966.
- Бернштейн Н. А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М., «Медицина», 1966.
- Бёрл Р. Функциональная организация в случайных сетях.— В сб. «Принципы самоорганизации», М., «Мир», 1966.
- Биологические аспекты кибернетики. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Биологические часы. М., «Мир», 1964.
- Бонгард М. М. Проблемы узнавания. М., «Наука», 1967.
- Братно А. А. Моделирование психики. М., «Наука», 1969.
- Буш Р., Мостеллер Ф. Стохастические модели обучаемости. М., Физматгиз, 1962.
- Винер Н. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М., «Советское радио», 1958.
- Винер Н., Розенблат А. Проведение импульсов в сердечной мышце.— В сб. «Кибернетический сборник», № 3. М., ИЛ, 1961.
- Волькенштейн М. В. Молекулы и жизнь. М., «Наука», 1965.
- Вольперт Л. Проблема трехцветного флага — к вопросу о развитии и регуляции пространственной структуры.— В сб. «На пути к теоретической биологии», М., «Мир», 1970.
- Вычислительные машины и мышление. М., «Мир», 1967.
- Гаазе-Рапопорт М. Г. Автоматы и живые организмы. М., Физматгиз, 1961.
- Гарфинкель Д. Моделирование экологических систем.— В сб. «Вычислительные устройства в биологии и медицине». М., «Мир», 1967.
- Гельфанд И. М., Гурфинкель В. С., Коц Я. М., Цетлин М. Л., Шик М. Л. О синхронизации двигательных единиц и связанных с нею модельных представлений.— Биофизика, 1963, 8, вып. 4.
- Гельфанд И. М., Гурфинкель В. С., Цетлин М. Л., Шик М. Л. Некоторые вопросы исследования движений. В сб. «Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем». М., «Наука», 1966.
- Гельфанд И. М., Цетлин М. Л. О континуальных моделях управляющих систем.— Докл. АН СССР, 1960, 131, № 6.
- Гельфанд И. М., Цетлин М. Л. О математическом моделировании механизмов центральной нервной системы.— В сб. «Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем». М., «Наука», 1966.
- Грдина Я. И. Заметки по динамике живых организмов. Екатеринбург, 1916.
- Гурвич А. Г. Теория биологического поля. М., «Сов. наука», 1944.
- Колебательные процессы в биологических и химических системах.— Труды Всес. симпозиума. М., «Наука», 1967.
- Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С. Исследование уравнений диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме.— Бюлл. МГУ, секция А, 1937, 1, вып. 6.
- Крушинский Л. В., Флэсс Д. А., Молодкина Л. Н., Очинская Е. И., Попова Н. П. Экстраполяционный рефлекс и его роль в эволюции поведения животных.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 16. М., «Наука», 1966.
- Кулагина О. С., Ляпунов А. А. К вопросу о моделировании эволюционного процесса.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 16. М., «Наука», 1966.
- Лазарев П. П. Ионная теория возбуждения. М.— Пр., Госиздат, 1923.
- Ландау Г. Д. Математические модели центральной нервной системы.— В сб. «Математические проблемы в биологии». М., «Мир», 1966.
- Лебединский А. В., Франкфурт У. И., Франк А. М. Гельмгольд. М., «Наука», 1966.
- Лешли К. С. Мозг и интеллект. М.— Л., Соцэкгиз, 1933.
- Лофгрэн Л. Кинематические и клеточные модели самовосстановления.— В сб. «Проблемы бионики». М., «Мир», 1965.
- Ляпунов А. А. Об управляющих системах живой природы и общем понимании жизненных процессов, вып. 10. М., Изд-во физ-мат. лит-ры, 1963.
- Ляпунов А. А. О математическом подходе к изучению жизненных явлений.— В сб. «Математическое моделирование жизненных процессов». М., «Мысль», 1968.
- Ляпунов А. А. О рассмотрении биологии с позиции изучения живой природы как большой системы.— В сб. «Проблемы методологии системного исследования». М., «Мысль», 1970.



- Мак-Каллок У. С., Питтс У.** Логическое исчисление идей, относящихся к нервной активности.— В сб. «Автоматы». М., ИЛ, 1956.
- Мак-Каллок У.** Нервные сети, устойчивые к шуму.— В сб. «Концепция информации и биологические системы». М., «Мир», 1966.
- Малиновский А. А.** Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 4. М., «Наука», 1960.
- Мичи Д., Чемберс Р.** «Ящики» как модель формирования пространственной структуры.— В сб. «На пути к теоретической биологии». М., «Мир», 1970.
- Моран П.** Статистические процессы эволюционной теории. М., «Наука», 1973.
- Моу Г. К.** Моделирование фибрилляции предсердия на вычислительной машине.— В сб. «Вычислительные устройства в биологии и медицине». М., «Мир», 1967.
- Мур Э. Ф.** Математика в биологических исследованиях.— В сб. «Математика в современном мире». М., «Мир», 1967.
- Мюллер П., Мартин Т., Путцрат Ф.** Общие принципы операций в нейронных сетях и их приложение к распознаванию акустических образов.— В сб. «Проблемы бионики». М., «Мир», 1965.
- Нейман Дж.** Вероятностная логика и синтез надежных организмов из ненадежных компонент.— В сб. «Автоматы». М., ИЛ, 1956.
- Нейман Дж.** Теория самовоспроизводящихся автоматов. М., «Мир», 1971.
- Парди А.** Биохимия для математиков — бесплодная пустыня или целина? — В сб. «Математические проблемы в биологии». М., «Мир», 1966.
- Позин Н. В.** Моделирование нейронных структур. М., «Наука», 1970.
- Полетаев И. А.** О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 16. М., «Наука», 1966.
- Принципы самоорганизации.** М., «Мир», 1966.
- Процессы регулирования в биологии.** М., ИЛ, 1960.
- Ратнер В. А.** Математические модели в популяционной генетике: частотные детерминированные модели.— В сб. «Математические методы в биологии. Итоги науки». М., ВИНТИ, 1963.
- Рейхард В.** Обработка сенсорной информации нервной системой.— В сб. «Теоретическая и математическая биология». М., «Мир», 1968.
- Розенблатт Ф.** Принципы нейродинамики. Перцептроны и теория механизмов мозга. М., «Мир», 1965.
- Свирижев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В.** О равновесии генотипов в модельных популяциях *Drosophila melanogaster*.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 16. М., «Наука», 1966.
- Смит Дж.** Математические идеи в биологии. М., «Мир», 1970.
- Теоретическая и математическая биология.** М., «Мир», 1968.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирижев Ю. М.** Об адапционном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 10. М., «Наука», 1966.
- Том Р.** Динамическая теория морфогенеза.— В сб. «На пути к теоретической биологии». М., «Мир», 1970.
- Фомин С. В.** Математика в биологии. М., «Знание», 1969.
- Ходжкин А.** Нервный импульс. М., «Мир», 1965.
- Холдейн Дж. Б.** Факторы эволюции. М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- Цетлин М. Л.** Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. М., «Наука», 1969.
- Четвериков С. С.** О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Журн. эксперим. биол., серия А, 1926, 2, вып. 1.
- Шеннон К.** Работы по теории информации и кибернетике. М., ИЛ, 1963.
- Шмальгаузен И. И.** Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука», 1968.
- Шредингер Э.** Что такое жизнь с точки зрения физики? М., ИЛ, 1947.

# ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Аббот Е. (Abbot H.) 425  
 Абель О. (Abel O.) 204, 387, 388, 391, 411  
 Абрамсон Х. (Abramson H.) 293  
 Агавердиев А. М. 171  
 Агард К. (Agardh C. A.) 54  
 Агатов П. А. 451  
 Агол В. (Agol W.) 312, 457  
 Адамс Ч. (Adams Ch. C.) 202  
 Адлер С. (Adler S.) 456  
 Айви А. (Yvey A.) 100  
 Айзакс А. (Isaacs A.) 521  
 Акабори Ш. (Akabori S.) 4  
 Аксельрод Дж. (Axelrod J.) 279  
 Аксенова О. Ф. 149  
 Александер С. (Alexander S.) 367  
 Александров В. Г. 56  
 Александров В. Я. 151, 258, 260, 268  
 Александров И. В. 574  
 Александров Н. 465  
 Александрова В. Д. 229  
 Алексеев А. М. 141, 147  
 Алессандрини А. (Allessandrini A.) 195  
 Алехин В. В. 224, 228  
 Алимова Г. К. 334  
 Алиханян С. И. 199, 200, 370  
 Аллард Г. А. (Allard H. A.) 354, 356  
 Аллен Дж. (Allen J.) 73  
 Аллен Ф. (Allen F.) 47, 459  
 Алловей Дж. (Alloway J.) 196  
 Алмквист Е. (Almquist E.) 179  
 Алов И. А. 266, 269  
 Алпатов В. В. 208, 598  
 Альберт I, князь Монакский (Albert 1-er) 232  
 Альм Г. (Alm G.) 241  
 Альтенбургер Е. (Altenburger E.) 288  
 Альтман Р. (Altman Rh.) 250, 289  
 Амалицкий В. П. 397  
 Амберже Л. (Emberger L.) 55, 65  
 Амзель Г. (Amsel G.) 37  
 Амлинский И. Е. 241  
 Анаксагор 560  
 Андерер Ф. (Anderer F.) 466  
 Андерсон Б. (Andersson B.) 273  
 Андерсон Т. (Anderson T.) 506  
 Андерсон Э. (Anderson E.) 68, 75, 377  
 Андреарта Г. (Andrewartha H. G.) 211  
 Андреев Л. А. 93  
 Андрусов Н. И. 231  
 Анохин П. К. 19, 87, 90, 106, 107, 282, 595  
 Анри В. (Henri V.) 160  
 Ансель П. (Ancel P.) 529  
 Антониади Е. (Antoniadi E.) 576  
 Антонов А. С. 455  
 Антуан Р. (Antoine R.) 499  
 Анучин Д. Н. 543  
 Анфинсен К. (Anfinsen C.) 431, 465, 466  
 Аполлонов А. П. 571  
 Аптер М. (Apter M. J.) 592  
 Апштейн С. (Apstein S.) 234  
 Арбер А. (Arber A.) 60, 61  
 Арбер В. (Arber W.) 198, 456  
 Арбер Э. Н. (Arber E. A. H.) 53, 61  
 Арбиб М. (Arbib M. A.) 591  
 Арденн М. (Ardenne M.) 518  
 Аристовский Т. В. 177  
 Аристотель 295  
 Армстронг Э. (Armstrong E.) 160, 571  
 Арнон Д. (Arnon D. J.) 129, 130, 142, 171  
 Аррениус С. (Arrhenius S. A.) 97, 135, 290, 261, 437, 577  
 Аршавский И. А. 386  
 Аршавский Ю. И. 584  
 Асратян Э. А. 88  
 Астауров Б. Л. 19, 22, 309, 531  
 Астбери У. (Astbury W. T.) 450, 454, 456  
 Атабеков И. Г. 452  
 Атертон Дж. (Atherton J.) 498  
 Аткинсон Р. (Atkinson R. C.) 595  
 Аттли А. М. (Uttley A. M.) 594  
 Ауэрбах Ш. (Auerbach Ch.) 307, 374, 495  
 Афанасьева Н. Г. 343  
 Бабкин Б. П. 100  
 Бабский Е. Б. 94  
 Бабухин А. И. 418  
 Бавендам В. (Bavendamm W.) 184  
 Баглай Е. Б. 7  
 Баев А. А. 460  
 Базилевич Н. И. 227, 547, 548  
 Байер А. (Baeyer A.) 264  
 Байль О. (Bail O.) 504, 505  
 Балинский Б. И. 331  
 Балог Я. (Balogh J.) 213  
 Балтимор Д. (Baltimor D.) 452, 482  
 Бальбиано Л. (Balbiano L.) 465  
 Банг О. (Bang O.) 520  
 Бантинг Ф. (Banting F.) 103  
 Баранов П. А. 340, 349  
 Барбашов Н. П. 576  
 Барбер Г. С. (Barber H.) 5, 26  
 Барбер М. (Barber M.) 253  
 Бари А. де (Bary A. de) 69, 351  
 Баркрофт Дж. (Barcroft J.) 99, 100, 426  
 Барнет Л. (Barnett L.) 480, 489, 511  
 Барон Л. (Baron L.) 197  
 Бартон К. (Burton K.) 458

- Баскин Л. М. 121, 122  
 Батайон Э. (Bataillon E.) 526  
 Батисс М. 553  
 Батлер Б. (Butler B.) 515  
 Батталиа Э. (Battaglia E.) 340  
 Батыгина Т. Г. 334  
 Баум Е. (Baum E.) 573  
 Баум С. Г. (Baum S. G.) 520  
 Баур Э. (Baur E.) 365, 373  
 Баутц Э. (Bautz E.) 487  
 Бауэр Г. (Bower G. H.) 595  
 Бауэр Л. (Bauer L.) 555  
 Бауэр Ф. О. (Bower F. O.) 52, 54, 55  
 Бауэр Э. С. 18, 19, 82, 582  
 Бах А. Н. 123, 131, 155, 156, 165, 168  
 Бахметьев П. И. 203  
 Бей-Биенко Г. Я. 38, 207, 213  
 Бейер А. (Baeyer A.) 157  
 Бейеринк М. (Beyerinck M. W.) 133, 176, 178, 179, 185, 193, 522  
 Бейли В. (Beiley V.) 506  
 Бейли И. (Bailey I. W.) 56  
 Бейлисс В. (Bayliss W.) 100, 102  
 Бек Х. (Beck H.) 568  
 Бекетов А. Н. 351  
 Беквит Дж. (Beckwith J.) 485, 489  
 Бекеши Г. (Bekesy G. von) 92  
 Беккерель А. (Becquerel A.) 389  
 Беклемишев В. Н. 208, 211, 409  
 Белар К. (Bělár K.) 267  
 Белецкий Н. Ф. 106  
 Белл Ф. (Bell F.) 454, 464  
 Беллман Р. (Bellman R.) 580  
 Белов Н. А. 21, 589  
 Белозерский А. Н. 64, 178, 429, 434, 436, 442, 483, 453, 455, 456  
 Белоусов Л. В. 323, 591  
 Беляев В. И. 52  
 Беляев Д. К. 115, 121, 122  
 Беляев М. М. 369  
 Беляев Н. К. 310  
 Беннет-Кларк Т. А. (Bennet-Clark T. A.) 139  
 Бензер С. (Benzer S.) 474—478, 511  
 Бенсли К. (Bensley K.) 254, 255  
 Бенсон А. (Benson A.) 130  
 Бенсон Л. (Benson L.) 65  
 Бентам Дж. (Bentham G.) 61  
 Бент А. К. (Bent A. C.) 44  
 Бенуа К. Е. (Benoit K. E.) 70  
 Бер Г. де (Beer G. de) 323, 382, 397, 408, 416, 458  
 Берг Л. С. 26, 39, 367, 380, 388, 389, 396, 407, 411  
 Берг О. (Berg O. C.) 74  
 Берг П. (Berg P.) 459, 571  
 Бергер Г. (Berger H.) 89, 90  
 Бергсон А. (Bergson A.) 367  
 Бердж Э. (Birge E. A.) 237—239  
 Бериташвили (Беритов) И. С. 87  
 Беркинблит М. Б. 584, 593  
 Берлюид Г. (Berluide G.) 260  
 Бернал Дж. (Bernal J.) 428, 431, 433, 434, 438, 439, 450, 469, 543  
 Бернар К. (Bernard Cl.) 79, 154, 286, 570  
 Бернет Ф. (Burnet F.) 197, 504, 505, 507  
 Бернстил М. (Birnstiel M. J.) 464  
 Бернулли Д. (Bernulli D.) 286  
 Бернштейн Н. А. 19, 87, 386, 579, 593, 595  
 Бернштейн Ю. (Bernstein J.) 97  
 Берри Г. (Berry G.) 520  
 Берроус М. (Berrows M.) 250  
 Берталанфи Л. (Bertalanffy L. von) 18, 19, 282, 407, 470  
 Бертани Г. (Bertani G.) 514  
 Бертло М. (Berthelot M.) 156, 157  
 Бертран Г. (Bertrand G.) 156, 157  
 Берцелиус И. Я. (Berzelius J. J.) 154  
 Бесси Ч. (Bessey Ch. E.) 52, 61, 63, 65  
 Бесси Э. А. (Bessey E. A.) 71  
 Бест Р. Ж. (Best R. J.) 496  
 Бест Ч. (Best Ch.) 103  
 Бете Г. А. (Bethe H. A.) 88  
 Бехтерев В. М. 85, 88, 566  
 Бёрль Р. (Beurle R. L.) 594  
 Бёрма Б. (Burma B.) 376  
 Бёррис Р. (Burris R.) 186  
 Бианки В. Я. 31, 36  
 Бидл Дж. (Beadle G. W.) 194, 195, 474, 479, 508  
 Бир М. (Beer M.) 458  
 Бирштейн К. (Birstein K.) 291  
 Бирштейн Я. А. 30, 36  
 Биссонет Т. (Bissonnette T. H.) 208, 209  
 Битнер Дж. (Bittner G.) 520  
 Биша К. (Bichat C.) 575  
 Бишоп Дж. (Bishop J.) 462  
 Благовещенский А. В. 64, 150, 427, 432, 433, 458  
 Бларингем Л., (Blaringhem L.) 366  
 Блау К. (Blow K.) 288  
 Блейкли А. (Blakeslee A.) 58, 474  
 Блейр В. (Blair W. F.) 118  
 Блекман Ф. (Blackman F.) 128  
 Блом Д. (Blom J.) 185  
 Блум У. (Blum W.) 386  
 Блюм Г. (Blum G.) 139  
 Блюменталь Г. (Blumenthal H.) 266  
 Блюменфельд Ч. (Blumenfeld Ch.) 266  
 Бляхер Л. Я. 266  
 Бобров Е. Г. 69  
 Бовери Т. (Boveri Th.) 267, 298, 303, 320, 524, 525, 527—530  
 Бови Х. (Bovi H.) 573  
 Богданов А. А. 19, 457  
 Богданов П. Л. 148  
 Боголюбский С. Н. 415  
 Богорад Л. 127  
 Богоров В. Г. 27, 247, 547  
 Бозигер Э. (Boesiger E.) 379  
 Бойер Х. (Boyer H.) 456  
 Бойрлен К. (Beurlen K.) 395, 410  
 Бойс Р. (Boyce R.) 494  
 Бойсен-Иенсен П. (Boysen-Jensen P.) 143, 242  
 Бойченко А. Е. 142, 433  
 Бок Р. (Bok R.) 461  
 Боке Г. (Bocquet G.) 335  
 Болдуин Э. (Baldwin E.) 426, 433  
 Болдырев В. Н. 101  
 Боллингер О. (Bollinger O.) 517  
 Болтон Е. (Bolton E.) 457

- Бонгард М. М. 595  
 Бондарцов А. С. 70  
 Боннер Дж. (Bonner J.) 142, 464, 491  
 Боннье Г. (Bonnier G.) 222, 366  
 Борде Ж. (Bordet J.) 197, 504, 505  
 Борелли Д. А. (Borelli G. A.) 579, 580  
 Борисова И. В. 229  
 Борисьяк А. А. 389, 390  
 Бортвик Н. (Borthwick N.) 357  
 Боруцкий Е. С. 238, 272  
 Ботан Е. (Botan E.) 576  
 Боткин С. П. 99  
 Боуден Ф. (Bowden F.) 451, 496, 497, 504  
 Боудич Г. П. (Bowditch H. P.) 96  
 Боумен Н. (Bowmann N.) 573  
 Боуэн Р. (Bowen R.) 258  
 Бочанцев В. П. 69  
 Бош Л. (Bosh L.) 498  
 Братко А. А. 596  
 Брауерман Г. (Brawerman G.) 142  
 Браун А. А. 424  
 Браун А. (Braun A.) 75, 160, 351  
 Браун В. (Braun W.) 195, 561  
 Браун Г. Ч. (Brown H. Ch.) 19  
 Браун Д. (Brown D. D.) 532  
 Браун Ф. (Brown F.) 106  
 Браун-Бланке У. (Braun-Blanket J.) 58  
 Браунер Л. (Brauner L.) 145  
 Браунитцер Г. (Brownitzer G.) 466  
 Браунли Г. (Brownley H.) 460  
 Браунштейн А. Е. 168, 431  
 Брассе Ж. (Brachet J.) 261, 426, 454, 459, 482, 483, 526  
 Брегг У. (Bragg W.) 450  
 Брей К. У. (Brey C.) 92  
 Брем А. (Brehm A. E.) 47  
 Бреннер С. (Brenner S.) 199, 462, 464, 480, 485, 489, 496, 511  
 Бреслер С. Е. 458  
 Бретчер М. (Bretcher M.) 462  
 Брефельд О. (Brefeld O.) 69, 70  
 Бриггс Л. (Briggs L. J.) 146  
 Бриггс Р. (Briggs R.) 534  
 Бриджес К. (Bridges C. B.) 304, 305  
 Брикк Ж. (Briket J.) 67  
 Брингман Г. (Bringman G.) 59  
 Бриндли Г. (Brindley G. S.) 595  
 Бринк Р. (Brink R. A.) 339, 343, 345  
 Бритиков Е. Л. 345  
 Бриттен Р. (Britten R.) 464  
 Бродерс А. (Broders A.) 266  
 Броди С. (Brody S.) 325  
 Бронн Г. (Bronn H. G.) 25, 34, 409  
 Броуди Г. (Browdy G.) 489  
 Броун А. (Brown A.) 139  
 Броун Г. Т. (Brown H. T.) 140  
 Броунов П. И. 543  
 Бруевич С. В. 244  
 Бруно Дж. (Bruno G.) 560  
 Брюс В. (Bruss V.) 509  
 Брюхатова А. Л. 241  
 Брюхе Э. (Brüche E.) 255  
 Брюхоненко С. С. 105  
 Бугаевский М. Ф. 149  
 Будер И. (Buder I.) 184  
 Буденброк В. (Buddenbrock W.) 105  
 Бударовский Э. И. 457  
 Буист Дж. (Buist J.) 517  
 Букин В. Н. 189  
 Буленжер Г. (Boulenger E. G.) 40, 41  
 Буллер Р. (Buller R.) 59  
 Буллоу В. (Bullough W.) 266  
 Бумпус Д. (Bumpus D.) 244  
 Бунге А. А. 66  
 Бунге Г. (Bunge G.) 82, 160, 161  
 Бунгенберг-де-Ионг Г. (Bungenberg-de-Yong G.) 445  
 Буп-Хассенкамп Г. (Boop-Hassenkamp G.) 340  
 Буржи Е. (Burgi E.) 475, 513  
 Бурлакова Е. Б. 470  
 Бурлоу Г. (Burlow G.) 573  
 Бурстрем Г. (Burström H.) 133  
 Бурьянов Я. И. 456  
 Буссенго Ж.-Б. (Boussingault J.-B.) 157  
 Бутенанд А. (Butenandt A.) 170  
 Бутенко Р. Г. 138, 348  
 Бутлеров А. М. 157, 160  
 Бутурлин С. А. 44, 50  
 Бухнер Г. (Buchner H. G.) 182  
 Бухнер Э. (Buchner E.) 163, 182  
 Буццати-Траверсо А. А. (Buzzati-Traverso A. A.) 379  
 Буш Г. (Busch H.) 262  
 Буш Н. А. 224  
 Буш Р. (Bush R. R.) 595  
 Бэр К. М., Бер К. М. 409, 423  
 Бэрендс Д. (Baerends G. P.) 112  
 Бэртон А. (Barton A.) 470  
 Быков К. М. 85, 100  
 Быховский Б. Е. 33, 34, 189, 411  
 Бьюкенен Р. (Buchanan R.) 178  
 Бэтсон У. (Bateson W.) 295, 301, 303, 364, 366, 373  
 Бюва Р. (Buvat R.) 136  
 Бьюджей А. С. (Boughey A. S.) 207, 214  
 Бюнинг Э. (Bünning E.) 357, 359  
 Бюффон Ж. (Buffon G.) 543, 544, 552  
 Бючли О. (Bütschli O.) 249, 250, 290  
 Вавилов Н. И. 23, 66, 67, 69, 70, 72, 74, 77, 374—377, 379, 399, 411, 428  
 Вавилов С. И. 92, 294  
 Вагин В. Л. 412  
 Вагнер В. А. 109, 110  
 Вагнер Н. П. 233  
 Вада С. (Wada S. K.) 527  
 Вазар Б. (Vazart B.) 338, 340, 341  
 Вазил И. (Vasil I. K.) 335, 345, 348  
 Вайничке Х. (Weinitschke H.) 555  
 Вайтхауз Г. (Whitehouse H.) 486  
 Вакер А. (Waker A.) 457  
 Ваксман С. (Waksman S.) 170, 187  
 Вальд Дж. (Wald J.) 80, 82  
 Вальдейер В. (Waldeyer W.) 298  
 Вальтер Г. (Walter G.) 76  
 Ван-Бенеден Э. (Van-Beneden E.) 249, 298, 302, 530  
 Вандель А. (Vandel A.) 385  
 Ван-Леувен А. Б. (van Leuven A. B.) 498  
 Ваннер Г. (Wanner H.) 67

- Ван-Ниль К. Б. (Van-Niel C. B.) 128, 129, 178, 183—185, 430  
 Ван-Равенсвай-Клаазен И. (Van Ravenswaay-Claasen J.) 498  
 Ван-Стеенис К. (Van Steenis) 67, 68  
 Вант-Гофф Я. (Vant-Hoff J.) 290  
 Ван-Тигем Ф. (Van Tieghem Ph.) 56, 61  
 Ванюшин Б. Ф. 178, 455, 456, 458  
 Варбург О. (Warburg O.) 128, 132, 162, 164, 168, 182, 183, 263  
 Варениус Б. (Varenius B.) 544  
 Варминг Е. (Warming E.) 74, 221, 334  
 Вартапетян Б. Б. 140  
 Васильев И. М. 355  
 Васильев П. В. 567, 569  
 Василевич В. И. 227  
 Васильченко И. Т. 60, 69  
 Ваттс-Тобин Р. (Watts-Tobin R.) 480  
 Введенский Н. Е. 81, 95, 96, 105, 106, 279  
 Вдовыкин Г. П. 439  
 Вебелинг Ф. (Webeling F.) 60  
 Вебер Г. (Weber H.) 256, 404, 405  
 Вегенер А. (Wegener A.) 74  
 Веддер А. (Vedder A.) 505  
 Везенберг-Лунд С. (Wesenberg-Lund C.) 235, 238  
 Вейбулл Ч. (Weibull Ch.) 180  
 Вейгерт Ф. (Weigert F.) 128, 489  
 Вейдман С. (Weidmann S.) 277  
 Вейлинг Ф. (Weiling F.) 335  
 Вейль Г. (Weyl H.) 580  
 Вейнберг (Weinberg W.) 309  
 Вейнтрауб М. (Weintraub M.) 497  
 Вейс П. А. (Weiss P. A.) 88  
 Вейсман А. (Weismann A.) 298, 319, 324, 363, 368, 388, 408, 413, 534  
 Вейсс Г. (Weiss G.) 96  
 Вёлер Ф. (Wöhler F.) 157  
 Веллер А. (Weller A.) 577  
 Велч Б. (Welch B.) 571  
 Вемер К. (Wehmer C.) 425  
 Вендрели Р. (Vendrelli R.) 451  
 Вент Ф. В. (Went F. W.) 143, 144  
 Вентанберже П. (Ventamberger P.) 529  
 Вентребер П. (Wintrebert P.) 386  
 Вербик Л. (Verbeek L. A. M.) 588  
 Верзилин Н. Н. 573  
 Веркман Ч. (Werkman Ch. H.) 183  
 Вернадский В. И. 15, 16, 19, 176, 212, 219, 378, 379, 392, 398, 402, 426, 437, 438, 440, 543—545, 551, 557  
 Вестлей Д. (Wystley J.) 576  
 Веселов Э. А. 245  
 Веттштейн Р. (Wettstein R.) 52, 55, 61, 62, 73  
 Вик д' Азир Ф. (Vicq d'Azyr F.) 544  
 Виклер У. (Wickler W.) 119  
 Викторов Г. А. 216  
 Викторов С. В. 223, 228  
 Виланд Г. (Wieland H.) 128, 132, 162, 165, 168, 185  
 Вильде Е. (Wilde E.) 144  
 Вильска А. (Wilska A.) 251  
 Вильсон Л. (Wilson L.) 114, 121  
 Вильсон П. (Wilson P. W.) 186  
 Вильсон Э. (Wilson E.) 233, 250, 303, 319, 527, 528, 530  
 Вильштеттер Р. (Willstätter R.) 126  
 Вильямс В. Р. 144, 548  
 Винберг Г. Г. 238, 242, 243, 573  
 Виндаус А. (Vindaus A.) 170  
 Винер Н. (Wiener N.) 21, 580, 583, 586, 588, 589  
 Винецкий Ю. П. 487  
 Винклер Г. (Winkler H.) 308  
 Винников Я. А. 423  
 Винн-Эдвардс В. Ц. см. Уинн-Эдвардс В. Ц.  
 Виноград Д. (Vinograd D.) 457  
 Виноградов А. П. 128, 433, 549  
 Виноградов Б. С. 215  
 Виноградов В. В. 223  
 Виноградов И. С. 64  
 Виноградский С. Н. 176—178, 185, 439  
 Винтерштейн Г. (Winterstein H.) 105  
 Виртанен А. (Virtanen A. I.) 169, 185  
 Вирхов Р. (Virchow R.) 249, 268  
 Виткин Э. (Witkin E.) 495  
 Витман Г. (Wittman H.) 452, 484, 485  
 Витт А. А. 598  
 Владимиров Ю. А. 469  
 Вовк А. М. (Vovk A. M.) 502  
 Воген Т. (Vaughan T. W.) 232  
 Водяницкий В. А. 243  
 Волленвейдер Р. (Wollenweider R.) 243  
 Вологдин А. Г. 399  
 Волькенштейн М. В. 582  
 Волькин Е. (Volkin E.) 456  
 Вольман Е. (Wollman E.) 198, 199, 505, 514, 515  
 Вольперт Л. (Wolpert L.) 592  
 Вольта А. (Volta A.) 286  
 Вольтерек Р. (Woltereck R.) 235, 236  
 Вольтерра В. (Volterra V.) 14, 209, 375, 579, 598  
 Вольф Ф. (Wolf F.) 255  
 Ворбуртон С. (Worburton C.) 18, 31  
 Воробьев В. П. 241  
 Воронихин Н. Н. 70, 71, 73, 74  
 Воронов А. Г. 229  
 Воронова А. Е. 150  
 Воронцов Н. Н. 412, 416  
 Воронцова М. А. 332  
 Ворошилов В. Н. 360  
 Воскресенский А. Д. 570  
 Востокова Е. А. 228  
 Ву Р. (Wu R.) 513  
 Вуд Г. (Wood H. G.) 183  
 Вуд Р. (Wood R.) 73  
 Вудворд Р. (Woodward R.) 128, 465  
 Вуджер Дж. (Woodger J.) 367  
 Вудраф Х. (Woodruff H.) 187, 517  
 Вудс Г. (Woods G.) 496  
 Вудс Дж. (Woods G.) 183  
 Вудс Дж. (Woods J.) 36  
 Вульф Е. В. 75  
 Вундерlich Р. (Wunderlich R.) 339  
 Вустман Э. (Wustmann E.) 36  
 Вышивкин Д. Д. 228  
 Вэлэнс Э. (Velens E.) 497  
 Вьюемен П. (Vuillemin P.) 69

- Гаазе-Рапопорт М. Г. 594  
 Гааке В. (Naake W.) 47  
 Габе Д. Р. 177  
 Габерландт Г. (Haberlandt J.) 56, 143, 144, 349  
 Габерман Д. (Gaberman D.) 465  
 Габуния Л. К. 402  
 Гаврилова Л. П., 463, 488, 541  
 Гагарин Ю. А. 567  
 Гаевская Н. С. 245, 573  
 Газенко О. Г. 565, 568, 569, 570  
 Гайдуков Н. М. 251  
 Гайсинович А. Е. 312  
 Гайтингер М. (Geitinger M.) 252  
 Галилей Г. (Galilei G.) 560  
 Галлан Г. Г. (Gallan G. G.) 143  
 Галлир Г. (Hallier G.) 52, 57, 61—63, 65, 77, 425  
 Гальвани Л. (Galvani L.) 286  
 Гальтон Ф. (Galton F.) 297, 302  
 Гамалея Н. Ф. 502, 503  
 Гамбарян П. П. 218  
 Гамов Г. (Gamov G.) 469, 479, 480, 484, 585  
 Гамс Г. (Gams G.) 58, 67, 240  
 Ганзен Р. (Hansen R.) 133  
 Ганкин М. (Hankin M.) 502  
 Ганс К. (Gans C.) 41  
 Ганштейн И. (Hanstein I.) 56  
 Гарден А. (Harden A.) 163, 182  
 Гарди Дж. Д. (Hardy J. D.) 498  
 Гарнер В. В. (Garner W. W.) 354, 355  
 Гаррисон Дж. (Harrison J.) 368  
 Гаррисон Р. (Harrison R.) 60, 251  
 Гарстанг В. (Garstang W.) 397, 407, 408  
 Гартман М. (Hartmann M.) 524  
 Гаскелл У. (Gaskell W.) 93  
 Гассельстром Т. (Hasselstrom T.) 441  
 Гасснер Г. (Gassner G.) 353  
 Гаузе Г. Ф. 14, 218, 370, 375, 379, 431, 435, 598  
 Гауровиц Ф. (Haurowitz F.) 467  
 Гаусс К. (Gauss K.) 560  
 Гауэр О. (Gauer O. H.) 567  
 Гаффорд Р. (Gafford R.) 573  
 Гаффрон Г. (Gaffron H.) 128, 129, 185, 430  
 Гварниери Г. (Guarnieri G.) 517  
 Гебель К. (Goebel K.) 52, 54  
 Гёбер Р. (Höber R.) 256, 290  
 Гегенбаур К. (Gegenbaur C.) 418  
 Гейбер У. (Heiber U.) 59  
 Гейденгайн М. (Heidenheim M.) 250  
 Гейденгайн Р. (Heidenhain R. P. H.) 101  
 Гейл Е. (Geil E.) 459  
 Гейлбрун Л. (Heilbrun L.) 256, 290, 526  
 Гей-Люссак Ж. Л. (Gay-Lussac G. L.) 154  
 Гейман Э. (Heimann E.) 69, 70  
 Гейманс К. (Heymans C.) 80, 93, 99, 100  
 Гейтлер Л. (Geitler L.) 71, 336  
 Геккель Э. (Haeckel E.) 231, 234, 368, 396, 408, 418, 422, 426, 434, 435, 549  
 Геккер Ф. Ф. 391  
 Гексли Т. (Huxley T. H.) 233  
 Гелеи Й. (Gelei J.) 412  
 Гельмгольц Г. (Helmholtz H. L. F.) 93, 105, 286, 293, 579, 590  
 Гельфанд И. М. 580, 584, 587, 592, 593  
 Гельхорн Е. (Gellhorn E.) 256  
 Генг Г. (Geng G.) 244  
 Гензен В. (Hensen V.) 231, 234, 240  
 Генин А. М. 570, 571  
 Генкель А. Г. 69, 77  
 Генкель П. А. 145—152  
 Генри Г. (Henry J.) 568  
 Генсло Дж. (Henslow J.) 54  
 Георгиев Г. П. 464, 483  
 Герасимова-Навашина Е. Н. 337, 338, 342, 343  
 Гербильский Н. Л. 218, 423  
 Гёрдон Дж., (Gurdon J. B.) 531, 534, 539  
 Герен А. (Gueren A.) 487, 489, 494  
 Геринг Г. Е. (Hering H. E.) 80, 99  
 Герлах М. (Gerlach M.) 185  
 Герличка А. (Herlitzka A.) 319  
 Герман Л. (Hermann L.) 277, 582  
 Герпер Р. (Härper R. A.) 58  
 Гертвиг О. (Hertwig O.) 249, 298, 524, 525  
 Гертвиг Р. (Hertwig R.) 181, 525  
 Гершель В. (Herschel W.) 560  
 Гершензон С. М. 381, 482  
 Гесс В. Р. (Hes W.) 90  
 Гессе Р. (Hesse R.) 202, 204  
 Гёте И. В. (Goethe J. W.) 54, 60  
 Гетс Р. 335  
 Гиббс А. (Gibbs A.) 496  
 Гиббс М. (Gibbs M.) 183  
 Гийон Г. (Guillon G.) 527  
 Гил Р. (Gill R.) 501  
 Гилберт В. (Gilbert V.) 462, 478  
 Гилман Д. (Gilman D. C.) 402  
 Гильмур Дж. (Gilmur J. S.) 376  
 Гильтнер Л. (Hiltner L.) 133  
 Гиляров М. С. 205  
 Гинецинский А. Г. 94, 107  
 Гинзбург А. С. 524, 530  
 Гинцбергер А. (Ginzberger A.) 74  
 Гиньяр Ж. (Guignard J.) 338  
 Гиппократ 295  
 Гирер А. (Gierer A.) 452, 522  
 Гис В. (His W.) 98, 314—317, 319  
 Гительзон И. И. 573, 574  
 Гитциг Э. (Hitzig E.) 89  
 Гладков Н. А. 45  
 Глазиевц Г. (Glazivetz H.) 465  
 Глей Э. (Gley E.) 5, 79  
 Глембоцкий Я. Л. 572  
 Глесснер М. (Glaessner M. F.) 399  
 Глик Д. (Glick D.) 254  
 Глисон Г. (Glisson J.) 76, 77  
 Глотов Н. В. 211  
 Глушков В. М. 595  
 Гоби Х. Я. 62, 69, 70  
 Говард Л. (Howard L.) 18, 31  
 Говард М. (Howard M.) 255  
 Говард-Фландерс П. (Howard-Flanders P.) 486, 487, 494, 495  
 Годдарт Р. (Goddard R.) 560  
 Годнев Т. Н. 127, 430  
 Гозулов С. А. 567  
 Голд М. (Gold M.) 456  
 Голдман Ч., (Goldman Ch.) 243  
 Голенкин М. И. 63

- Голд Д. (Gold J.) 464, 533  
 Головин П. Н. 70, 74  
 Головкин Л. Г. 571  
 Голубинский И. Н. 345  
 Гольдбергер Р. (Goldberger R. F.) 432  
 Гольджи К. (Golgi C.) 250, 281  
 Гольдин М. И. 500, 501  
 Гольдшмидт Р. (Goldschmidt R.) 306, 381  
 Гольцфретер И. (Holtfreter I.) 331  
 Гомори Дж. (Gomori J.) 254  
 Гоорвер Л. (Hoorweg L.) 96  
 Гопкинс Ф. (Hopkins F.) 97, 162  
 Гоппе-Зейлер Ф. (Hoppe-Seyler F. E.) 155, 452, 453  
 Гордон М. П. (Gordon M.) 497  
 Гордягин А. Я. 228  
 Горовиц Н. (Horowitz N. H.) 430, 431, 438, 444, 577  
 Горожанкин И. Н. 52, 67, 299  
 Горска-Брилас А. (Gorska-Brylass A.) 336  
 Готлиб Т. (Gottlieb T.) 520  
 Готре Р. (Gauteret R.) 138  
 Готч Ф. (Gotch F.) 92  
 Готье А. (Gotier A.) 185  
 Гофман-Берлинг Г. (Hofmann-Berling H.) 265  
 Гофмейстер В. (Hofmeister W.) 52, 351  
 Гофмейстер Г. (Hoffmeister G.) 465  
 Гоффман-Остенроф О. (Hoffman-Ostenhof O.) 429, 430  
 Грамс Г. (Grams H.) 67  
 Граник С. (Granick S.) 127  
 Гранит Р. (Granit R.) 80, 86, 92, 93  
 Грант В. (Grant V.) 379  
 Грассе П. П. (Grassé P.-P.) 48  
 Грация А. (Grazia A.) 503  
 Грдина Я. И. 579  
 Греббельс Ф. (Gröebels F.) 44  
 Гребнер К. (Graebner K.) 74  
 Грегуар В. (Gregoire B.) 55  
 Грейг-Смит П. (Greig-Smith P.) 228  
 Грейнс Г. (Greins G.) 162  
 Гресхов М. (Greshoff M.) 425  
 Грибова С. А. 225  
 Гризебах А. (Grisebach A. H. R. A.) 57  
 Грин Д. Э. (Green D. E.) 141, 248, 263  
 Грин М. (Green M.) 313  
 Гринелл Д. (Grinell J.) 211  
 Гриффит Ф. (Griffits F.) 196, 451  
 Гро Ф. (Gros F.) 462, 483  
 Гробштейн К. (Grobstein K.) 575  
 Громов И. М. 24  
 Гроссгейм А. А. 65, 75, 228  
 Гроссенбахер К. (Grossenbacher K.) 442  
 Гроуп В. (Groupé V.) 521  
 Грубан З. (Hruban Z.) 261  
 Грубов В. И. 69  
 Грушвицкий И. В. 339  
 Грэгор Дж., (Gregor J.) 376  
 Губер Б. (Huber B.) 139  
 Гуд Р. (Good R.) 76  
 Гудпасчур Е. (Goodpasture E. W.) 517  
 Гудриг Э. (Goodrich E.) 368  
 Гудспид Т. (Goodspeed T.) 335  
 Гвин-Вон Г. (Gwin-Vaughan H.) 69  
 Гукер Дж. (Hoocker J. D.) 61, 74  
 Гуланд Дж. (Guland G.) 454  
 Гулевич В. С. 426, 433  
 Гулиан М. (Goulian M.) 482, 509  
 Гумбольдт А. (Humboldt A. F. W.) 57, 544, 549  
 Гунар И. И. 145, 359  
 Гунсалус И. (Gunsalus J.) 190  
 Гупало П. И. 357  
 Гурвич А. Г. 19, 139, 250, 264, 265, 323, 591  
 Гурза М. (Goursat M.) 338  
 Гурьянова Е. Ф. 27  
 Гусев Н. А. 141, 147  
 Густафсон А. (Gustaffson A.) 340, 471  
 Густафсон Ф. (Gustafsson F.) 145, 340  
 Гутман А. (Gutmann A.) 507  
 Гутштейн М. (Gutstein M.) 180  
 Гуха С. (Guha S.) 348  
 Гэддам Дж. (Gaddum J. H.) 94  
 Гуйгенс Х. (Huygens H.) 544  
 Гюрбер А. (Gurber A.) 465  
 Гюрджиан А. А. 568  
 Давенпорт Ч. (Davenport Ch. B.) 365, 366  
 Давиташвили Л. Ш. 389, 391, 402  
 Дайер М. (Dyar M. I.) 18, 31  
 Дайс Л. Р., (Dice L. R.) 213, 379  
 Дакке Е. (Dacqué E.) 394, 410  
 Даль Ф. (Dahl F.) 201  
 Дальгрен О. (Dahlgren O.) 338  
 Дальк А. (Dalque A.) 526  
 Дана Дж. (Dana J. D.) 402  
 Данжар П. (Dangeard P. A.) 58, 71  
 Данилевский А. Я. 158, 160, 209, 425  
 Данилов Д. Н. 211  
 Данн Д. (Dann D.) 456, 457  
 Дарвин Ч. (Darwin Ch.) 17, 49, 52, 67, 109, 110, 115, 121, 126, 206, 220, 297, 302, 363, 365, 369, 373, 382, 385—387, 389, 398, 406, 408, 411, 413, 414, 437, 546  
 Дарвин Э. (Darwin E.) 566  
 Даревский И. С. 24  
 Дарлингтон С. (Darlington C. D.) 335, 379  
 Даунс А. (Dawns A.) 449  
 Даусон М. (Dawson M.) 196  
 Деборин Г. А. 448  
 Деви Г. (Davy H.) 154  
 Девидсон Д. (Davidson D.) 453  
 Девис Г. (Davis H.) 92  
 Девис Р. (Davis R.) 456  
 Дево Х. (De Voe H.) 457  
 Деворе И. (De Vore I.) 121  
 Дедрик Х. (Dedrick H.) 520  
 Де-Дюв К. (De-Duve C.) 261  
 Дейл Г. (Dayle H.) 94  
 Дейтерс (Deiters O. F. C.) 90  
 Дейш Н. (Deisch N.) 563  
 Декандоль О. (De Candolle A.-P.) 351  
 Дексбах Н. К. 239, 240  
 Дексхеймер Ж. (Dexheimer J.) 345  
 Де-Лей Д. (De-Ley D.) 178  
 Дели М. (Deli M.) 459  
 Дельбрюк М. (Delbrück M.) 194, 197, 307, 370, 457, 506, 507, 522  
 Деляж И. (Delage Y.) 250, 525



- Дементьев Г. П. 44, 45  
 Демерец М. (Demerec M.) 197, 312, 374  
 Демокрит 560  
 Демоль Р. (Demoll R.) 242  
 Денни-Броун А. (Danny-Brown A.) 86  
 Денхардт Г. (Denhardt G.) 487, 509  
 Депере Ш. (Depéret Ch.) 402  
 Деревянко В. П. 347  
 Де-Рейк А. (De-Reuk A.) 268  
 Дёрман А. (Doerman A.) 506  
 Де-Робертис Э. (De-Robertis E.) 269  
 Дерр Р. (Derr R.) 504  
 Дерюгин К. М. 233  
 Дессауэр С. (Dessauser S.) 288  
 Детлаф Т. А. 526  
 Де Постен Г. А. 501  
 Джаспер Х. (Jasper H.) 562  
 Джаст Э. (Just E. E.) 529  
 Желлинео С. (Gelineo S.) 208  
 Дженерелес К. (Jnerales K.) 561  
 Дженингс Г. (Jenings H.) 81, 597  
 Дженкин Ф. (Jenkin F.) 309  
 Дженнер Э. (Jenner E.) 521, 522  
 Дженсен У. (Jensen W.) 341  
 Джерард Р. (Gerard R.) 20, 96, 275  
 Джеффри Э. (Jeffrey E. Ch.) 56  
 Джинкс Дж. Л. (Jinks J. L.) 200  
 Джоли Д. (Joly D.) 389  
 Джонс Р. (Jons R.) 500  
 Джонс-Мортон Ф. (Jones-Morton F.) 368  
 Джонсон Ф. (Johnson F. H.) 582  
 Джонсон У. (Johnson U.) 136  
 Джонстон А. (Johnston A.) 571  
 Джонстон Дж. (Johnstone J.) 241  
 Джори Б. (Johri B.) 345, 347—349  
 Джоруп Е. (Gjorup E.) 504  
 Джохансен Д. (Johansen D.) 338, 349  
 Джуа М. (Giua M.) 158  
 Джудей Ч. (Juday Ch.) 238, 244  
 Джукс Т. (Jukes T. H.) 432  
 Дзевалтовский А. К. 340  
 Дзержинский В. 418  
 Диви Е. (Deevey E. S.) 240  
 Дикон М. (Deacon M.) 232  
 Диксон Г. Г. (Dixon H. H.) 139  
 Дильс Л. (Diels L.) 74, 76, 77  
 Димо Н. А. 203  
 Диринсгофен Х. (Dirinshofen H.) 567  
 Дитмер Г. (Dittmer H.) 139  
 Дмитриева А. И. 346  
 Добелл К. (Dobell C.) 181, 193  
 Добжанский Ф. Г. (Dobzhansky Th.) 24, 25, 310, 371, 372, 374, 379, 381, 546  
 Доброхотов В. Н. 266  
 Догель В. А. 24, 29, 31, 32, 205, 218, 410  
 Дозе К. (Dose K.) 441  
 Дои Я. (Doi J.) 502  
 Докучаев В. В. 212, 544  
 Долгов С. И. 141  
 Долгушин Д. А. 353  
 Долло Л. (Dollo L.) 204, 387, 388, 452  
 Дольк Г. Е. (Dolk H. E.) 144  
 Домбровский Б. А. 414  
 Донкер Г. (Donker H. Y.) 183  
 Доорен де Йонг Л. (Dooren de Jong L.) 505  
 Дорн А. (Dorn A.) 232, 242, 412  
 Дорфман В. А. 257  
 Доскоч Я. Е. 471  
 Доти П. (Doti P.) 457  
 Доунинг А. (Dawning A.) 96  
 Драгомиров Н. И. 415  
 Древич Г. (Drevic G.) 59  
 Дриш Г. (Driesch H.) 318, 319, 321, 322, 326, 414  
 Дроздов С. Н. 150  
 Дроздова Т. В. 433  
 Друде О. (Drude O.) 74, 223  
 Друэн Ш. (Drouin Ch.) 185  
 Дубинин Н. П. 310—313, 370, 371, 374, 379, 381, 383, 572  
 Дублин В. (Dublin W.) 266  
 Дубровицкая Н. И. 357  
 Дубровская И. И. 453  
 Дуижс Г. А. (Duijs G.) 498  
 Дэвид Дж. (Dawid J. B.) 532  
 Дэвидсон Э. (Davidson E.) 533  
 Дэвис Г. (Davis G.) 334, 343, 349  
 Дэвисон В. (Davison V.) 504  
 Дэн Дж. (Dan J. C.) 527  
 Дю-Буа-Реймон Э. (Du Bois-Reymond E.) 286  
 Дювиньо П. (Duvigneaud P.) 213, 214  
 Дюльбекко Р. (Dulbecco R.) 516, 518, 521, 523  
 Дюма Ж. (Dumas J. B.) 157  
 Дю Рие Г. (Du Rietz G. E.) 57  
 Дюссер де Барренн Г. (Dusser de Barenne J.) 88  
 Евреиннова Т. Н. 445  
 Ежиков И. И. 409  
 Еленкин А. А. 71, 73  
 Емельянов С. В. 408  
 Епифанова О. И. 266  
 Еремин А. В. 569  
 Ермольева З. В. 503  
 Ефейкин А. К. 355  
 Ефимов В. В. 294  
 Ефремов И. А. 49, 390  
 Жакоб Ф. (Jacob F.) 198, 199, 463, 464, 468, 478, 483, 491—493, 514, 515, 539, 540, 590  
 Жакобс В. (Jacobs V.) 453  
 Жаров С. Г. 571  
 Живаго П. И. 267  
 Жилмур Д. (Gilmour D.) 178  
 Жинкин Л. Н. 255, 409  
 Жиронкин А. Г. 571  
 Житков Б. М. 46, 217  
 Жолкевич В. Н. 145, 147, 150  
 Жолле Ж. (Jollet J.) 466  
 Жузе А. П. 73  
 Жуковский П. М. 346  
 Журавлев А. И. 471  
 Завадовский М. М. 21, 103, 321, 589  
 Завадский К. М. 368, 370, 377, 378, 383, 546  
 Заварзин А. А. 408, 411, 418—420, 424  
 Завойский Е. К. 468  
 Зайцева Г. Н. 455

Заленский В. Р. 56, 146  
 Залкинд С. Я. 266, 268  
 Заменхоф С. (Zamenhoff S.) 457  
 Замечник П. (Zamechnik P.) 459, 483  
 Заславский В. А. 24  
 Захариас О. (Zacharias O.) 236  
 Захваткин А. А. 408, 409  
 Збарский И. Б. 464  
 Здруй А. И. 347  
 Зегал О. П. (Zegal O. P.) 497  
 Зейтц А. (Seitz A.) 36  
 Зейфриц В. (Seifriz W.) 256  
 Зеленский В. В. 232  
 Зелиго А. (Seligo A.) 236  
 Зенкевич Л. А. 27—29, 231, 241, 242, 247, 547  
 Зернов Д. Н. 91  
 Зернов С. А. 233, 237, 239  
 Зивинг Р. (Siwing R.) 36  
 Зигель А. (Siegel A.) 497, 499  
 Зигель Е. М. 499  
 Зидентопф Г. (Siedentopf H.) 251, 252  
 Зилликен Ф. (Silliken F.) 538  
 Зильбер Л. А. 516, 521  
 Зим Г. (Zimm H. S.) 214  
 Зингер Р. А. 70  
 Зинден Я. В. (Sinden J. V.) 499  
 Зиндер Н. (Zinder N. D.) 494  
 Зичичи М. (Zichichi M.) 515  
 Злотин Р. И. 222  
 Зограф Н. Ю. 236  
 Зойа Р. (Zoja R.) 319  
 Золередер Г. (Solereder H.) 56  
 Зюсс Э. (Suess E.) 543, 544, 549

Иванов А. В. 38, 393, 408, 409, 412  
 Иванов А. Н. 396  
 Иванов Д. И. 571  
 Иванов Е. А. 574  
 Иванов И. И. 469—472  
 Иванов Л. А. 138, 182, 222  
 Иванов П. П. 409  
 Иванов С. Л. 63, 427, 458  
 Иванова И. А. 339  
 Иванова-Казас О. М. 409  
 Иванова-Паройская М. И. 340  
 Ивановский Д. И. 496, 502, 516, 522  
 Иванцов Н. А. 367  
 Ивлев В. С. 213, 244  
 Игнатъев М. В. 380  
 Иден М. (Eden M.) 386  
 Иерусалимский Н. Д. 190  
 Искюль Я. (Uexküll J.) 81  
 Ильин Е. И. 568  
 Ильина Г. М. 343  
 Ильина Г. С. 200  
 Ильина Т. Г. 392  
 Имс А. (Eames A.) 54  
 Имшенецкий А. А. 181, 186, 577  
 Ингрем В. (Ingram V.) 465  
 Ингрем Л. (Ingrahm L.) 513  
 Иоганнсен В. (Johannsen W.) 300—302, 364, 365, 373  
 Иоганссон К. (Iohansson K.) 38  
 Иорт И. (Hjort J.) 231  
 Иоффе М. Д. 338

Иохансон Т. (Iohanson G.) 255  
 Иошикава Х. (Joshikawa H.) 196  
 Ирвинг Л. (Irving L.) 208  
 Исау К. (Esau K.) 501  
 Исаченко Т. И. 225

Иванами Дж. (Ywanami J.) 345  
 Йонгблед Дж. (Jongbloed J.) 567  
 Йонедда Й. (Jonedda I.) 59, 71  
 Йордан Г. (Jordan H.) 105  
 Йосида Х. (Iosida H.) 156  
 Йохансен Д. (Johannsen J.) 64

Кабанов Г. К. 391  
 Кабанов К. А. 391  
 Кабешима Т. (Kabeshima T.) 504  
 Кавалли-Сфорца Л. (Cavalli-Sforza L.) 194  
 Каден Н. Н. 59  
 Казакова Т. Б. 263  
 Казарян В. О. 357  
 Кайзер А. (Kaiser A.) 513, 514  
 Калабро К. (Calabro C.) 94  
 Калабухов Н. И. 208, 209, 213, 215  
 Калбертсон Дж. Т. (Culbertson J. T.) 586  
 Калман В. (Kalman) 35  
 Кальвин М. (Calvin M.) 130, 132, 142, 429, 431  
 Камерон Р. (Cameron R.) 147, 268  
 Камерариус Р. Я. (Kamerarius R. J.) 295  
 Камерер П. (Kammerer P.) 366  
 Кампбел Р. (Campbell R.) 500  
 Кампилов М. М. 16, 370, 371, 379, 381, 552, 558  
 Кан И. Л. 294  
 Кангилем Ж. (Canguilhem G.) 22  
 Канта К. (Kanta K.) 347  
 Кантино И. (Cantino J.) 59  
 Кантор Т. С. 346  
 Капеччи М. (Capocchi M.) 462  
 Капил Р. (Kapil R.) 335  
 Каплан С. (Kaplan S.) 489  
 Карасик В. А. 561  
 Кардюм Е. А. 343  
 Карзинкин Г. С. 243  
 Карлетон А. (Carleton A.) 266  
 Карлсон А. (Carlson A.) 100, 101  
 Карль Ж. (Carles J.) 385  
 Карнахан Д. (Carnahan J. E.) 186  
 Карниел К. (Carniel K.) 335  
 Карнуа Ж. (Carnoi J.) 249  
 Карпентер Ч. (Carpenter Ch. R.) 118  
 Карпеченко Г. Д. 309, 335, 349, 374, 379  
 Карплюс И. П. (Karplus J. P.) 90  
 Каррель А. (Carrel A.) 250  
 Каррер П. (Karrer P.) 164, 170  
 Картер Г. (Carter G.) 382  
 Картис Г. (Curtis H. J.) 274  
 Картис О. 138  
 Каспар Д. (Caspar D.) 496  
 Касперсон Т. (Caspersson T.) 255, 261, 262, 459, 483  
 Касьян И. И. 568  
 Кателл А. (Katell A.) 311  
 Като Г. (Kato G.) 96  
 Каттер Э. (Gutter E.) 60  
 Катунский В. М. 355

- Катц Б. (Katz B.) 275, 279  
 Катц Э. (Katz E.) 489  
 Каульс Г. (Cowles H. C.) 202  
 Кауфман Н. Н. 54  
 Кауфман Ф. (Kauffmann F.) 197  
 Кацнельсон З. И. 424  
 Каша М. (Kasah M.) 129  
 Кашкаров Д. Н. 204, 206, 211, 217, 219, 225, 376, 379, 549  
 Квастлер Г. (Quastler H.) 255  
 Квейл Г. (Quayle H.) 370  
 Кёгль Ф. (Kögl F.) 144  
 Кедровский Б. В. 258, 261, 262, 482, 483  
 Кей Е. (Kei E.) 449  
 Кейл Б. (Keil B.) 466  
 Кейлин Д. (Keilin D.) 132, 167, 168, 263  
 Кейн С. (Cane C.) 57  
 Кейфилд Д. (Keifield D.) 466  
 Кёлер А. (Köhler A.) 251, 252  
 Келленбергер Е. (Kellenberger E.) 515  
 Келлер Б. А. 147, 222, 223  
 Келлер Э. (Keller E.) 459  
 Келликот В. (Kellikot W.) 266  
 Келлог В. (Kellog V. L.) 368  
 Келсон К. (Kelson K.) 48  
 Кельнер А. (Kelner A.) 494  
 Кельрейтер И. Г. (Kölreuter J. G.) 295, 296  
 Кендалл Э. Р. (Kendall E.) 104  
 Кендрю Дж. (Kendrew G.) 466, 467  
 Кеннеди Э. (Kennedy E.) 263  
 Кеннон У. Б., Кэннон, У. Б. (Kannon W. B.) 80, 94, 95, 100, 101, 103  
 Кено Л. (Cuénot L.) 365, 385  
 Кержнер И. М. 24  
 Кертис А. (Curtis A. S.) 537  
 Кесслер Б. (Kessler B.) 148  
 Кеттлуэлл (Kettlowell H. B. D.) 384  
 Кешни А. (Cushny A.) 101  
 Киаруджи А. (Chiarugi A.) 337  
 Кибальчич Н. И. 560  
 Кибяков А. В. 94  
 Кизель А. Р. 159, 450  
 Кимура М. (Kimura M.) 65, 597  
 Кинг Д. (King D.) 432, 496  
 Кинг Т. (King T.) 534  
 Киношита С. (Kinoshita S.) 188  
 Кириллин В. А. 559  
 Кирпичников В. С. 114, 371  
 Кирпичников М. Э. 59, 69  
 Кирхгоф К. (Kirchhoff G. C. S.) 154  
 Кис А. (Keith A.) 98  
 Киселев И. А. 234, 235  
 Киселев М. А. 74  
 Китаев-Смык Л. А. 568  
 Китлаев Б. М. 471  
 Клабуновский Е. М. 444  
 Кларк Г. (Clark H.) 91  
 Кларк Г. Л. (Clarke G. L.) 207  
 Кларк Дж. (Clarke G. L.) 244  
 Кларк М. (Clarke M.) 190, 461  
 Кларк У. А. (Clark W. A.) 594  
 Кларк Ф. (Clark Ph.) 549  
 Клаубер Л. (Klauber L. M.) 41  
 Клаузен Дж. (Clausen J.) 374, 376, 377, 379  
 Клауссен И. (Klaussen I. Ch.) 58  
 Клебс Г. (Klebs G.) 190, 351—353  
 Клейненберг Н. (Kleinenberg N.) 412  
 Клейншмидт О. (Kleinschmidt O.) 43  
 Клейншмидт У. (Kleinschmidt W.) 500, 501  
 Клейст К. (Kleist K.) 89  
 Клементс Ф. (Clements F. E.) 69, 211, 222, 223, 225, 226  
 Клод А. (Claude A.) 256, 263, 449, 461  
 Клоппер П. (Klopfer P. H.) 207  
 Клуг А. (Klug A.) 496  
 Клуйвер А. (Kluuyver A.) 178, 180, 183  
 Кнауэте К. (Knauth K.) 236, 241  
 Книпович Н. М. 232, 233, 237, 238, 247  
 Кнолл М. (Knoll M.) 255  
 Кнооп Ф. (Knoop F.) 169  
 Кнорре А. Г. 421—423  
 Кнорре Д. Г. 461  
 Кобленц-Мишке О. И. 243, 547  
 Ковалев В. Ф. 494  
 Ковалевский А. О. 106, 232, 316, 426  
 Ковалевский В. О. 204, 410  
 Ковальский В. В. 213  
 Ковда В. А. 550  
 Ковилл Ф. (Coville F.) 353  
 Кожанчиков И. В. 208, 213  
 Козлов В. В. 266  
 Козлова О. Г. 73  
 Козловский Р. (Kozlowski R.) 391  
 Козо-Полянский Б. М. 54, 62, 65, 343, 408  
 Койпер Д. (Koiper D.) 576  
 Кокурина Н. А. 456  
 Коле К. (Cole K. S.) 274  
 Колвин А. (Colwin A. L.) 527  
 Колинво П. А. (Colinvaux P. A.) 207  
 Колландер Р. (Kollander R.) 260  
 Колленбергер Г. (Kolenberger H.) 198  
 Коллинс Г. (Collins G.) 139  
 Коллер Г. (Koller H.) 128  
 Коллип Дж. (Collip J.) 104  
 Колмогоров А. Н. 14, 375, 580, 584, 597  
 Колосов И. И. 135  
 Колосов М. Н. 461  
 Колоянов А. 128  
 Кольквиц Р. (Kolkwitz R.) 234, 245  
 Кольман Э. М. 397  
 Кольри М. (Caullery M.) 38, 374  
 Кольс О. Р. (Cohls O.) 472  
 Кольцов Н. К. 12, 29, 114, 256, 397, 415, 455, 481, 571  
 Комарницкий Н. А. 71  
 Комаров В. Л. 66—69, 75, 367, 376, 458  
 Конклин Э. (Conklin E. G.) 319, 527—529  
 Константинов Н. Н. 360  
 Копровский Х. (Koprowski H.) 521  
 Корана Г. (Khorana H.) 461, 462, 482, 484, 489  
 Корвизар А. (Corvisart A.) 154  
 Кордюм Е. С. 64  
 Корецкая Т. Ф. 147  
 Коржуев П. А. 426, 568  
 Кори Г. (Cori G. T. R.) 167  
 Кори К. Ф. (Cori C. F.) 167  
 Кори Р. (Cori R.) 455, 466  
 Корийон Р. (Corillion R.) 73  
 Корнберг А. (Kornberg A.) 431, 432, 444, 461, 481, 482, 491, 509

- Корнберг Г. (Kornberg H. L.) 132, 431  
 Корнер Э. (Corner E.) 59, 60  
 Коробкова Е. И. 503  
 Коробова С. Н. 337  
 Коровин А. И. 151  
 Коровин Е. П. 77, 204  
 Короткевич О. П. 73  
 Корренс К. (Correns C.) 301, 303  
 Корчагин А. А. 227  
 Коссель А. (Kossel A.) 158, 453  
 Коссович П. С. 133  
 Кост Ж. В. (Coste J. V.) 232  
 Кострюкова К. Ю. 336  
 Костычев С. П. 56, 123, 131, 162, 165, 185, 438  
 Котельников В. А. 584  
 Котовская А. Р. 567  
 Котт Г. (Cott G.) 369  
 Коуэн Дж. (Cowan J.) 588  
 Коченов А. В. 433  
 Коштойац Х. С. 107  
 Коэн А. (Cohen A. L.) 178  
 Коэн С. (Cohen S. St.) 456  
 Кравков С. В. 92, 294  
 Краинский А. (Krainsky A.) 187  
 Крайбилл Г. (Kraybill H. R.) 352  
 Крамер П. Д. (Kramer P. J.) 140  
 Крамер С. (Kramer S.) 119  
 Красавцев О. А. 150  
 Красик В. А. 561  
 Красильников Н. А. 188  
 Краснов А. Н. 75  
 Красновский А. А. 442, 472  
 Краус Е. (Kraus E. J.) 352  
 Крафт К. (Kraft K.) 573  
 Крафт О. (Kraft O.) 56  
 Крафтс А. (Krafts A.) 140, 141  
 Кребс Г. А. (Krebs H. A.) 132, 165—167, 431, 432  
 Кребс Ч. (Krebs Ch. J.) 207  
 Кregen-ван-Рейн Н. (Kregen van Rijn N.) 70  
 Крейдль А. (Kreidl A.) 90  
 Крейш Дж. 59  
 Кремптон Г. (Crampton G.) 319  
 Кремянский В. И. 19  
 Кренке Н. П. 67, 354, 357, 359  
 Кренс Е. М. 106, 281, 426, 428, 431, 434  
 Крестовникова В. П. 503  
 Кретович В. Л. 186  
 Кречетович Л. М. 54  
 Крик Ф. (Crick F.) 195, 454, 455, 459, 479—481, 483, 489, 490, 496, 509, 511, 518, 522, 585  
 Кринский В. И. 584  
 Крисс А. Е. 177  
 Кристиан Дж. (Christian J. J.) 210  
 Крог А. (Krogh A.) 99, 100  
 Крозье В. (Crosier W.) 291  
 Кронквист А. (Cronquist A.) 65, 66, 76, 77  
 Кроссли С. (Crossley S.) 118  
 Кротерс Э. (Crothers E. J.) 595  
 Кроткина М. А. 353  
 Кроусон Р. А. (Crowson R. A.) 37  
 Крусе В. (Kruse W.) 502  
 Крук Дж. (Crook J. H.) 121  
 Крумбах Т. (Krumbach T.) 34  
 Крушинский Л. В. 113, 115, 116, 595  
 Крэг У. (Craig W.) 110, 112  
 Крэтэ П. (Crété P.) 338  
 Крюи П. де (Kruif P. de) 193, 195  
 Кубанцев Б. С. 207  
 Кубецкий Л. А. 471  
 Кубо-Харада А. (Kubo-Harada A.) 345  
 Кудряшов Л. В. 343  
 Кудряшов Ю. Б. 471  
 Кузнецов А. Г. 571  
 Кузнецов Н. И. 61, 62  
 Кузнецов С. И. 190, 238, 245  
 Кулагина О. С. 597  
 Кулешов Н. Н. 369  
 Культер Дж. (Coulter J.) 349  
 Куме У. (Kühme W.) 120  
 Кун Р. (Kuhn R.) 164, 170  
 Кунде Ф. (Kunde F.) 425  
 Кунерт В. (Kühnert B.) 47  
 Кунитц М. (Kunitz M.) 465  
 Кунс А. (Coons A.) 252, 519  
 Купер Д. (Cooper D.) 339, 343  
 Купер Э. (Cooper Z.) 266  
 Куперман Ф. М. 359  
 Купрович В. Ф. 74  
 Куприянова Л. А. 66  
 Куросава Е. (Kurosawa E.) 144  
 Курсанов А. Л. 136, 140  
 Курсанов Л. И. 70—73  
 Куртис Р. (Curtis R. E.) 187  
 Куртиус Т. (Curtius T.) 465  
 Кутнер А. (Kuttner A.) 504  
 Кучерук В. В. 215  
 Кушинг Г. (Cushing H.) 86, 89  
 Кушинг Дж. (Cushing J. H.) 234  
 Кушнарв В. М. 180  
 Кушниренко М. Д. 148, 152  
 Кхури (Khuri) 468  
 Кьелдгаард Н. 507  
 Кэллен Г. (Callan G.) 478  
 Кэмпбелл Э. (Campbell E.) 513—516  
 Кэнди Ч. (Kendeigh Ch.) 208  
 Кэррир В. (Carrier W.) 494  
 Кэтлэ А. (Quetlet A.) 301  
 Кювье Ж. (Cuvier G.) 389, 414, 575  
 Кювье Ф. (Cuvier F.) 113  
 Кюкенталь В. (Kükenthal W.) 34  
 Кюн А. (Kühn A.) 325  
 Кюне В. (Kühne W.) 92  
 Лавелок Д. (Lowelock D.) 575  
 Лавуазье А. (Lavoisier A. L.) 153—155, 285  
 Лазарев П. П. 92, 283, 294, 438, 582  
 Лайел Ч. (Lyell Ch.) 549  
 Лаказ-Дютье А. (Lacaze-Duthiers F. J. H. de) 232  
 Лам Г. (Lam H.) 54  
 Ламарк Ж. Б. (Lamarck J. B.) 351, 544, 552, 553  
 Ламбрехт К. (Lambrecht K.) 43, 48  
 Ланг Г. Ф. 567  
 Ландаль Г. Д. (Landahl H. D.) 586  
 Ландштейн К. (Landschtein K.) 80  
 Ланкестер Э. Р. (Lankester E. R.) 233, 458

- Лапик Л. (Lapicque L.) 96  
 Лаплас П. С. (Laplace P. S.) 153  
 Ласточкин Д. А. 241  
 Лёб Ж. (Loeb J.) 97, 233, 256, 289, 291, 292, 294, 524—526  
 Лёб Т. (Loeb T.) 511  
 Лебедев А. Н. 182  
 Лебедев С. И. 345, 346  
 Лебединский А. А. 231  
 Лебек А. (Lebeque A.) 340  
 Лёв О. (Loew O.) 157, 502  
 Леви О. (Loewi O.) 94  
 Левин П. (Levene P. A.) 453, 454, 457  
 Левин Р. Е. 59  
 Левит С. Г. 312  
 Левитский Г. А. 374  
 Левитт Дж. (Lewitt J.) 149  
 Ледер Ф. (Leder F.) 482, 484  
 Ледерберг Дж. (Lederberg J.) 194, 195, 197, 198, 370, 508, 509  
 Ледерберг Э. (Lederberg E.) 194, 197, 508  
 Лей Д. (Lay J.) 48  
 Лейет Б. (Layett B. I.) 150  
 Лейхаузен П. (Leyhausen P.) 121  
 Леконт дю Ноюи П. (Lecomte du Noüy P.) 385  
 Лем С. (Lem S.) 19  
 Лемхе Г. (Lemche H.) 34  
 Ленгли Дж. (Langley J. N.) 93, 94  
 Ленин В. И. 50, 82, 294, 438  
 Ленинджер А. (Lenindger A.) 171, 263  
 Ленис Ф. (Löhnis F.) 133, 179  
 Леонардо да Винчи 579  
 Лепёшкин В. В. (Lepjeshkin W. W.) 260, 290  
 Лерман Л. (Lerman L.) 196  
 Лернер И. М. (Lerner J. M.) 379  
 Леруа Э. (Le Roy E.) 16, 402, 543, 557  
 Летарже Р. (Latarjet R.) 197  
 Лефевр М. (Lefevre M.) 73, 74  
 Лефлер Ф. (Löffler F.) 516  
 Лешли К. (Lashley K. S.) 89, 587  
 Ли Д. Ф. (Lee D. F.) 288  
 Либих Ю. (Liebig J.) 154, 157, 161, 162  
 Ливанов М. Н. 90  
 Ливанов Н. А. 408, 410  
 Лиддел Дж. Т. (Liddell J. T.) 86  
 Лизон Л. (Lison L.) 254  
 Лилли Р. (Lillie R.) 81, 287  
 Лилли Ф. (Lillie F.) 233, 524—526, 528  
 Линдберг Г. У. 24, 40  
 Линдемман Р. (Lindemann R. L.) 214, 244  
 Линденманн Дж. (Lindenmann J.) 521  
 Линднер Э. (Lindner E.) 37  
 Линен А. Ф. (Lynen A. F.) 169  
 Линн С. (Linn S.) 456  
 Линней К. (Linné C., Linnaeus K.) 295, 351  
 Линскенс Х. (Linskens H. F.) 345  
 Линчевский И. А. 69  
 Линье О. (Lignier O.) 54, 77  
 Липман Дж. (Lipman J.) 185  
 Липман Ф. (Lipmann F.) 172, 183, 459, 462  
 Липшиц С. Ю. 69  
 Липшютц Б. (Lipschütz B.) 517  
 Лиске Р. (Liske R.) 72  
 Литвин Ф. Ф. 469  
 Литвинов Д. И. 75  
 Литлтон Дж. (Lyttleton J.) 142, 461  
 Литлфилд Д. (Littlefield D.) 459  
 Литтна Э. (Littna E.) 532  
 Лихарев И. М. 24  
 Лихачёв А. Н. 561  
 Лич В. (Lych V. H.) 132  
 Личков Б. Л. 385  
 Ллойд-Морган К. (Lloyd-Morgan C.) 367  
 Лобашев М. Е. 307  
 Ловелок Д. (Lowelock D.) 575  
 Логачев Е. Д. 412  
 Лоддер Дж. (Lodder J.) 70  
 Лозина-Лозинский Л. К. 208  
 Ломан Г. (Lohmann H.) 234, 241  
 Ломан К. (Lohmann K.) 98  
 Ломовская Н. Д. 200  
 Лондон Е. С. 100, 101  
 Лондсдейл А. (Londsdeyl A.) 450  
 Лопашев Г. В. 330, 538  
 Лоренц К. (Lorenz K.) 44, 50, 109—113, 116, 117, 119—121  
 Лотка А. (Lotka A. J.) 14, 209, 375, 545, 598  
 Лотси Я. (Lotsy J. R.) 68, 366  
 Лоу Дж. (Low J.) 64  
 Лоулин Дж. (Loehlin J. C.) 596  
 Лофгрэн Л. (Löfgren L.) 591  
 Лудникова Л. А. 340  
 Лукин Е. И. 114, 371  
 Лукина Е. В. 117  
 Лундбек И. (Lundbeck I.) 240, 241  
 Лундегорд Г. (Lundegårdh H.) 128, 133  
 Лундсгаард Э. (Lundsgaard E.) 97  
 Луний Н. И. 161  
 Луриа С. (Luria S.) 194, 198, 370, 457, 506  
 Лысенко Т. Д. 353—355, 357, 358  
 Львов А. (Lwoff A.) 197, 507, 508, 515  
 Львова И. Н. 345  
 Льюис А. (Lewis A.) 266  
 Льюис Г. (Lewis G. H.) 129, 372  
 Льюис М. (Lewis M.) 250  
 Льюис У. (Lewis W.) 250, 252, 330  
 Льюис Э. (Lewis E.) 313  
 Лэк Д. (Lack D.) 216, 379  
 Лэнгуорти Ч. (Langworthy C.) 161  
 Лэш Дж. (Lesch J.) 538  
 Любавин Н. Н. 158, 452  
 Любарский К. А. 576  
 Любименко В. Н. 127, 354, 360, 430  
 Любимов М. Н. 171  
 Любимова М. Н. 277, 428, 467  
 Люк Ж. (Luc E. A.) 297  
 Люкас К. (Lucas K.) 96  
 Льюмсен Ф. (Lumsden F.) 100  
 Ляпунов А. А. 575, 580, 585, 589, 593, 597  
 Лясковский Н. 154  
 Магнус П. фон (Magnus P. von) 520  
 Магнус Р. (Magnus R.) 83, 86, 88  
 Маграсси Ф. (Magrassi F.) 521  
 Маддок Г. (Maddock G.) 351  
 Мазер К. (Mather K.) 372, 378, 379

- Мазэ П. (Mazé P.) 133  
 Майварт С. (Mivart S.) 411, 412  
 Майер Р. (Mayer R.) 286, 292  
 Майерс Г. (Meyers G.) 573  
 Майнот Ч. (Minot Ch. S.) 325  
 Майр Э. (Mayr E.) 18, 24, 118, 377—380, 382, 398  
 Мак-Даниэль Л. (McDaniels L.) 56  
 Мак-Каллок У. С. (Mc-Callok W. S.) 283, 586, 588  
 Маккаллум А. (McCallum A.) 426  
 Мак-Карти Б. (McCarti B.) 457  
 Мак-Карти М. (McCarty M.) 196, 451, 457  
 Мак-Кинли Э. (McKinley E.) 504  
 Мак-Клендон М. (McClendon M.) 253  
 Мак-Клинток Б. (McClintock B.) 307  
 Мак-Коннел Дж. (McConnell J.) 280  
 Мак-Ларен Дж. (McLaren J.) 235  
 Мак-Леод К. (McLeod C.) 196, 451  
 Максвелл Дж. (Macksvall J.) 286  
 Максимов А. А. 213, 250, 418  
 Максимов Н. А. 140, 146, 148, 151, 222, 222, 353  
 Максимович К. И. 66, 69  
 Малиновский А. А. 19, 375, 589, 597  
 Малкин В. Б. 570  
 Мальчевский А. С. 210  
 Мангольд Г. (Mangold H.) 327  
 Мандель Дж. (Mandel G.) 457  
 Мани М. С. (Mani M. S.) 206  
 Манро К. (Manro K.) 462  
 Манская С. М. 433  
 Мараморош К. (Maramorosch K.) 497  
 Маргариа Р. (Margarita R.) 562  
 Мардашев С. Р. 431  
 Маркер К. (Marker K.) 462  
 Марков М. В. 228  
 Маркова Л. Г. 339  
 Маркс А. (Marks A.) 169  
 Маркс К. (Marx K.) 16, 105, 553  
 Маркхем Р. (Markham R.) 453, 496, 497  
 Мармур Дж. (Marmur J.) 178 457  
 Марр Д. (Marr D.) 595  
 Маррей Р. (Murray R. G.) 180  
 Марсон М. (Marsson M.) 245  
 Мартин А. (Martin A. C.) 171, 214, 450  
 Мартин Т. (Martin T.) 586  
 Мартынов А. В. 37  
 Мартынович О. В. 349  
 Марута Х. (Maruta H.) 21  
 Мархлевский Л. (Marchlewski L.) 426  
 Марциновский Е. И. 31  
 Маршал Е. (Marshall E.) 101  
 Маршал С. (Marshall S. M.) 244  
 Массей Р. (Massey R. E.) 75  
 Массини Р. (Massini R.) 193  
 Матвеев Б. С. 383, 413  
 Маттеи Г. (Matthaei G. L.) 128  
 Маттеи Дж. (Mattei J.) 484, 485  
 Матук Ф. (Matuch F.) 76  
 Маурер Х. (Maurer H. R.) 26  
 Махешвари П. (Maheshwari P.) 64, 335—340, 343, 347—349  
 Махешвари С. (Maheshwari S.) 348  
 Махотин А. А. 412  
 Мацков Ф. Ф. 360  
 Машковцев А. А. 409, 415  
 Мебиус К. (Möbius K. A.) 233, 240, 549  
 Мевес Ф. (Meves F.) 528  
 Мегун Г. (Magoun H.) 90  
 Медников Б. М. 434  
 Мезельсон М. (Meselson M.) 456, 457, 481  
 Мезон Г. (Mason H.) 168  
 Мейер К. И. 56, 58, 59, 71, 73, 349  
 Мейер Н. Ф. 217  
 Мейергоф О. (Meyerhof O.) 97, 162—164, 182, 293  
 Мейсель М. Н. 179, 181  
 Мейстер А. (Meister A.) 60, 181  
 Мелешко Г. И. 573  
 Меллендорф В. (Mellendorf W.) 258  
 Мёллер Г. Дж. (Muller H. J.) 305, 307, 312, 374, 379, 571  
 Меллер-Домбуа Д. (Moeller-Dombois D.) 223  
 Менделеев Д. И. 67, 77, 440  
 Мендель Г. И. (Mendel G. I.) 22, 295, 296, 299, 300—303, 305, 311, 314, 362  
 Мендель Л. (Mendel L.) 162  
 Менекер Р. А. (Manaker R. A.) 520  
 Менерт Э. (Mehnert E.) 413  
 Мензбир М. А. 44, 47, 368  
 Менке С. (Mencke S.) 185  
 Ментен М. (Menten M.) 160  
 Мерифилд Р. (Merifield R.) 466  
 Меррей Дж. (Murray G. R. M.) 231  
 Мертенс Р. (Mertens R.) 41  
 Мерцер Э. (Mercer E.) 496  
 Местр Ж. (Mestre J.) 338  
 Месяцев И. И. 247  
 Меткаф К. Р. (Metcalf C. R.) 56  
 Мец К. (Mez K.) 63, 148, 245, 426  
 Мецнер И. (Metzner J.) 59  
 Мечников И. И. 106, 232, 316, 368, 409  
 Миклухо-Маклай Н. Н. 232  
 Миллер Г. (Miller G.) 451  
 Миллер К. О. (Miller K. O.) 144  
 Миллер С. (Miller S.) 440—442  
 Миллер Ч. (Miller Ch. F.) 186  
 Мильн-Эдвардс А. (Miln-Edwards A. H.) 105  
 Миляева Э. Л. 335  
 Миндлин С. З. 199  
 Миролюбов Г. П. 567  
 Мирский А. Е. (Mirsky A.) 142, 449, 459, 464, 483  
 Митчел П. (Mitschel P.) 172  
 Михайлов В. П. 423, 424  
 Михайлова П. В. 346  
 Михаэлис Л. (Michaelis L.) 160, 163, 263  
 Мицетани С. (Mizutani S.) 521  
 Мичи Д. (Michie D.) 592, 596  
 Мичурин И. В. 354, 357, 374, 375  
 Мишер Ф. (Misher F.) 452  
 Мовсесян С. Н. 340  
 Модилевский Я. С. 64, 339, 342, 349  
 Мойсеев П. А. 244  
 Мокржецкий С. А. 134  
 Моле-Байер Дж. (Molé-Bajer J.) 264  
 Молевотт Я. (Moleschott J.) 547  
 Молиш Г. (Molisch H.) 139, 147, 148, 150, 184, 354

- Мольтер С. (Molier S.) 418  
 Моно Ж. (Monod J.) 190—192, 198, 463, 464, 468, 478, 483, 491—493, 515, 539, 540, 590  
 Мончадский А. С. 24, 207  
 Моор Г. (Moore G.) 260  
 Мопертюи П. (Mauvertuis P. L. M.) 543  
 Морган Л. (Morgan L.) 114  
 Морган Т. Г. (Morgan T. G.) 303—306, 319, 371, 373, 486  
 Морзе М. (Morse M.) 197  
 Морикар Р. (Moricaud R.) 527  
 Морито О. (Morito O.) 483  
 Мориц О. (Moritz O.) 63  
 Морозов Г. Ф. 212, 224, 228, 549  
 Моррисон П. (Morrison P.) 208  
 Моррисон-Скотт Т. (Morrison-Scott T. C. S.) 47  
 Морроу Дж. (Morrow J.) 456  
 Мортенсон Л. (Mortenson L. E.) 186  
 Моруцци Дж. (Morruzzi J.) 90  
 Мостеллер Ф. (Mosteller F.) 595  
 Мостлер Г. (Mostler G.) 369  
 Мой Г. К. (Moe G. K.) 584  
 Мошков Б. С. 148, 356  
 Муди М. (Moody M.) 496  
 Мульдер Г. И. (Mulder G. J.) 154  
 Мундрей К. (Mundry K.) 501  
 Мур Е. (Moore E.) 587, 588, 591  
 Мур Р. 390  
 Мур С. (Moore S.) 431, 465, 466  
 Мурайт А. 46, 94  
 Мурелл У. (Murell W.) 180  
 Мюррей К. (Murray K.) 456  
 Мухаммед А. (Muhammed A.) 494  
 Мэзия Д. (Mazia D.) 265  
 Мэннинг В. М. (Manning W. M.) 127  
 Мэттей Х. (Matthaei H.) 498  
 Мэтьюз Р. Е. (Matthews R. E.) 498, 501  
 Мюлеталер К. (Mühlethaler K.) 141, 341  
 Мюллер И. (Müller J. P.) 37, 39, 82, 105, 155, 234  
 Мюллер П. Э. (Müller P. E.) 234, 586  
 Мюллер-Тургау Г. (Müller-Thurgau H.) 148  
 Мюллер-Хилл Б. (Müller-Hill B.) 478  
 Мюльман Г. (Mülman G.) 369  
 Мюнтцинг А. (Müntzing A.) 309, 335, 349, 374  
 Мюнх Е. (Münch E.) 137  
 Набоких А. Н. 144  
 Навашин М. С. 374  
 Навашин С. Г. 52, 62, 250, 266, 267, 342, 349  
 Навратиль Э. (Navratille E.) 94  
 Наги Б. (Nagy B.) 437  
 Надсон Г. А. 193, 307, 373, 425, 571  
 Назим А. (Nazim A.) 495  
 Найзи Г. (Knaysi G.) 180  
 Найт Дж. (Knight J.) 268  
 Найт Л. (Knight L.) 562  
 Найт Р. К. (Knight R. C.) 140  
 Найт Т. Э. (Knight T. A.) 296  
 Найтани С. (Naytani S.) 336  
 Накамура Х. (Nakamura H.) 573, 574  
 Наката К. (Nakata K.) 348  
 Нансен Ф. (Nansen F.) 232  
 Насимович А. А. 205, 206, 217  
 Насонов Д. Н. 136, 151, 257—260  
 Натанс Д. (Nathans D.) 456  
 Натансон А. (Nathanson A.) 135, 260  
 Науман Ф. (Naumann F.) 180  
 Науман Э. (Naumann E.) 177, 238, 239  
 Наумов Н. А. 70  
 Наумов Н. П. 205, 215  
 Наумов С. П. 205  
 Наумова С. Н. 399, 400  
 Наумова Т. Н. 340  
 Нахара О. (Nahara O.) 483  
 Небеккур П. (Nebécourt P.) 138  
 Негели К. (Nägeli K.) 222, 297  
 Негри А. (Negri A.) 517  
 Незговоров Л. А. 150  
 Нейберг К. (Neuberg C.) 182  
 Неймайер Г. (Neumayer G.) 201  
 Неймайр М. (Neumayr M.) 410  
 Нейман Дж. фон (Neumann J. von) 580, 587, 590—592  
 Нейсер М. (Neisser M.) 192  
 Нейфах А. А. 533, 568  
 Некипелов Н. В. 214  
 Некрасов А. Д. 528  
 Нельсон А. (Nelson A. L.) 214  
 Немец Б. (Nemetz B.) 143  
 Немилов А. В. 435  
 Ненцкий М. В. (Nencki M. W.) 169, 426  
 Нернст В. (Nernst W.) 96, 97, 276, 283, 289, 294  
 Нетолицкий Ф. 335  
 Неустроев С. С. 7, 26  
 Нидхэм Дж. (Needham J.) 426—428  
 Никерсон У. (Nickerson W.) 59  
 Никитичева З. И. 339  
 Никловиц В. (Nicklowitz B.) 59  
 Николаев А. Г. 568  
 Николай Кузанский 560  
 Никольский А. М. 41  
 Никольский Б. П. 468  
 Никольский Г. В. 40  
 Никольсон А. (Nicholson A. J.) 214  
 Никсон Г. (Nixon H.) 496  
 Нилов В. И. 64, 428  
 Нильсон-Лейснер В. (Nilsson-Leissner V. G.) 353  
 Ниренберг М. (Nirenberg M. W.) 461, 462, 484, 485, 498, 585  
 Нис В. (Niss W.) 315  
 Нич Ж. (Nitsch J.) 348, 349  
 Ничипорович А. А. 130  
 Нобл Г. (Noble G. K.) 41  
 Нобеккур П. (Nobecourt P.) 138  
 Новик А. (Novic A.) 190, 464  
 Новиков А. Б. (Novikoff A. B.) 19  
 Новиков Г. А. 205, 213  
 Новинский В. (Nowinski W.) 270  
 Нодель Х. (Knodel H.) 352  
 Нодэн Ш. (Naudin Ch.) 296, 300  
 Номура М. (Nomura M.) 20, 462  
 Норденшельд Э. (Nordenskiöld E.) 368  
 Нортроп Дж. (Northrop J. H.) 170, 465, 506, 507



- Нотт Дж. Е. (Knott J. E.) 356  
 Ноэнс А. (Noyons A. K.) 567  
 Нуталл Г. (Nuttall G. H. F.) 31  
 Ньюкомб Х. (Newcombe H.) 194  
 Нэб Ф. (Knabe F.) 30  
 Нэгели К. см. Нерели К.  
 Нэф А. (Naef A.) 404, 405  
  
 Оберт Г. (Oberth G.) 560  
 Обручев Д. В. 398  
 Оверстрит Р. (Overstreet R.) 136  
 Овертон Э. (Overton E.) 135, 139, 260, 276, 292  
 Овчинников Ю. А. 469  
 Ога (Oga) 147  
 Огата О. (Ogata O.) 483  
 Огнев С. И. 47  
 Огрызов Н. К. 471  
 Одум Г. (Odum H.) 244  
 Одум Е. (Odum E. P.) 207, 214, 244  
 Ожье Ж. (Ogier J.) 76  
 Оказаки Р. (Okazaki R.) 482, 495, 509  
 Окамура К. (Okamura K.) 71  
 Окнина Е. З. 149  
 Окунцов М. М. 149  
 Олдрич Т. Б. (Aldrich T. B.) 102  
 Оле В. (Ohle W.) 243  
 Оленов Ю. М. 370  
 Олифан В. И. 241  
 Олли У. (Allee W. C.) 204, 209, 219  
 Олфри В. Г. (Allfrey V.) 142, 459, 464, 483  
 Ольтманс Ф. (Oltmans F.) 71  
 Омелянский В. Л. 176, 189  
 Ондрачек К. (Ondraček K.) 76  
 Оно С. (Ohno S.) 432  
 Опарин А. И. 17, 147, 173, 426, 428, 438—440, 445, 446, 551  
 Опиц Э. (Opiz E.) 571  
 Орбели Л. А. 83, 93, 94, 100, 106, 115  
 Оргель Л. (Orgel L.) 511  
 Орел Л. И. 336  
 Орла-Иенсен С. (Orla-Iensen S.) 178, 183  
 Орлов Ю. А. 390  
 Оро Дж. (Oro J.) 441, 442  
 Опп Р. (Opp R.) 244  
 Осава Дж. (Osawa J.) 340  
 Осборн Г. (Osborn H. F.) 162, 367, 387, 388, 401, 402, 465  
 Осборн О. (Osburn O. L.) 183  
 О'Селливан Ч. (O'Sullivan Ch.) 159  
 Оствальд В. (Ostwaldt W.) 289  
 Остергоут У. (Osterhout W.) 137, 292  
 Остроумов А. А. 231  
 Охайе Д. (Ohye D.) 180  
 Очоа С. (Ochoa S.) 461, 462, 484  
  
 Пааль А. (Paäl A.) 143  
 Павлов А. П. 396  
 Павлов И. П. 11, 78, 81—85, 88, 91, 93, 100, 103, 105, 114, 115, 272, 281, 282  
 Павлов Н. В. 75  
 Павловская Т. Е. 441, 442  
 Павловский Е. Н. 20, 21, 23, 26, 31—33, 217  
 Пайен А. (Payen A.) 154  
  
 Палад Г. (Palade G.) 136, 165, 168, 256, 262, 263  
 Паламарчук И. А. 349  
 Палладин В. И. 123, 132, 162, 164, 167  
 Пальм Б. (Palm B.) 337  
 Пальмгрен П. (Palmgrain P.) 211  
 Пансини С. (Pansini S.) 502  
 Панцхава Е. С. 189  
 Парамонов А. А. 23, 33, 383  
 Парди А. (Pardee A.) 185, 464, 584  
 Парин В. В. 99, 568  
 Парк О. (Park O.) 204  
 Парк Т. (Park Th.) 204, 379  
 Паркер Дж. Г. (Parker J. G.) 81  
 Паркер М. (Parker M. W.) 357  
 Паркин Дж. (Parkin J.) 53, 61  
 Парнас Я. О. 163, 182  
 Парфенов Г. П. 572  
 Пастер Л. (Pasteur L.) 182, 438, 502, 521, 522  
 Пасынский А. Г. 441, 442, 447, 470  
 Паули А. (Pauly A.) 413  
 Пачоский И. К. (Paczoski I. K.) 224, 225, 376  
 Пашер А. (Pascher A.) 71, 72  
 Пашке П. (Paschke P.) 441  
 Пашутин В. В. 566  
 Пейн (Payne) 312  
 Пелк С. (Pelc S.) 255, 265  
 Пельзенеер П. (Pelseneer P.) 25, 34  
 Пеннет Р. (Punnet R.) 303  
 Пентин К. (Pantin C. F. A.) 405  
 Пенфильд У. (Penfield W.) 86, 89  
 Первухина Н. В. 54  
 Перельман А. И. 550  
 Перл Р. (Pearl R.) 209, 375  
 Персо Ж. (Persoz J.) 154  
 Перутц М. (Perutz M.) 466, 467  
 Перфильев Б. В. 177, 179  
 Перцов Л. А. 219  
 Пестов И. В. 562  
 Пестов И. Д. 562, 570  
 Петер К. (Peter K.) 413  
 Петербургский А. В. 136  
 Петерсен С. (Petersen K. G.) 241  
 Петерфи Т. (Peterfi T.) 256  
 Петров Д. Ф. 340  
 Петрова К. А. 335  
 Петровская-Баранова Т. П. 336, 345, 346  
 Петровский И. Г. 597  
 Петровиченко В. И. 24, 34  
 Петрусевиц К. (Petrusewicz K. K.) 211  
 Пешков М. А. 179, 180, 251, 264  
 Пивто Ж. (Piveteau J.) 390  
 Пиетшманн К. (Pietschmann K.) 181  
 Пийпер А. (Pijper A.) 180  
 Пикте А. (Picktet A.) 26, 366  
 Пилу Э. (Pielou E. C.) 208  
 Пиневиц В. В. 573  
 Пирри Н. (Pirie N. W.) 434, 451, 496, 497, 504  
 Пирожников П. Л. 241  
 Пирота В. (Pirota V.) 515  
 Пирс Э. (Pears E.) 254  
 Пирсон К. (Pearson K.) 302, 309, 310, 366

- Писарев В. Е. 369  
 Пискунов Н. С. 597  
 Питтс В. (Pitts W.) 283, 586, 588  
 Плантефоль Л. (Plantefol L.) 55, 60  
 Плате Л. (Plate L.) 412—414  
 Платон 406  
 Плотников И. (Plotnikoff I.) 468  
 Плош Н. (Plosch N.) 452  
 Поглазов Б. Ф. 146  
 Поддубная-Арнольди В. А. 64, 334—336, 338—340, 343, 345, 346, 349  
 Подпера И. (Podpera J.) 76  
 Позин Н. В. 586, 587  
 Покк Д. А. (Pock D. A.) 353  
 Полетаев И. А. 598, 599  
 Поливода А. И. 471  
 Поликарпов Г. Г. 219  
 Полинг Л. (Pauling L.) 429, 455, 465, 466  
 Полиссар М. (Polissar M. J.) 582  
 Половцев В. Н. 143  
 Полунина Н. Н. 345, 346  
 Поляков И. М. 337, 338, 345—347  
 Полянский В. И. 72—74, 76  
 Полянский Ю. И. 410, 411  
 Поннамперума К. (Ponnamperuma C.) 442, 576, 577  
 Понтекорво Г. (Pontecorvo G.) 200, 313  
 Поплавская Г. И. 224  
 Попов М. Г. 67, 68, 75, 76  
 Породко Ф. М. 143  
 Портер К. (Porter K.) 256  
 Портер И. (Porter I. L.) 38, 65  
 Португалов В. В. 568, 570  
 Порчинский А. Н. 203, 215  
 Порш О. (Porsch O.) 343  
 Пост Л. (Post L.) 391  
 Потонье А. (Potonier A.) 54, 55, 77  
 Похансен Д. (Pochanssen D.) 64  
 Пояркова А. И. 353  
 Правдич-Неминский В. В. 89  
 Прантль К. (Prantl K.) 69, 75  
 Прат С. (Prat S.) 136  
 Пратт Р. (Pratt R.) 574  
 Прейер В. (Preyer W.) 105, 106, 425  
 Пресман В. Ц. 469  
 Пржибрам Г. (Przibram H.) 366  
 Пригожин И. (Prigogine J.) 470, 575  
 Прингсхейм Н. (Pringsheim N.) 351  
 Пристли Дж. Г. (Priestley J. G.) 82, 99  
 Прокшина-Лавренко А. И. 73  
 Промптов А. Н. 44, 50, 114, 117  
 Проссер Л. (Prosser L.) 106  
 Протопопов В. П. 28, 85  
 Проханов Я. И. 60  
 Прянишников Д. Н. 133—135, 138  
 Псарев Г. М. 356  
 Пташне М. (Ptashne M.) 464, 478, 515  
 Пуазейль Ж. (Poiseuille J. L. M.) 283, 580  
 Пул Р. (Pool R.) 63, 65  
 Пуркинье Я. (Purkyně J.) 566  
 Путцрат Ф. (Putzraht Ph.) 586  
 Пфеффер В. (Pfeffer W.) 352  
 Пфеффер Э. (Pfeffer E.) 258  
 Пфлюгер Э. (Pflüger E.) 164, 439  
 Пэльтри Р. Э. 560, 563  
 Пэнтин К. (Pantin C. F.) 405  
 Рабинович Е. (Rabinowitch E. I.) 129, 548  
 Работнов Т. А. 227—229, 357  
 Работнова И. Л. 190  
 Рагетли Х. (Ragetli H.) 497  
 Радкевич О. Н. 57  
 Радль Э. (Radl E.) 368  
 Радлькофер Л. (Radlkofer L.) 56  
 Раевский Б. (Raevsky B.) 441  
 Раздорский В. Ф. 14, 57  
 Разенков И. П. 100  
 Разумов А. С. 179, 245  
 Разумов В. И. 354  
 Райков И. Б. 264  
 Райли Г. (Riley G. A.) 242, 244  
 Райнис Р. (Rhines R.) 90  
 Райт С. (Wright S.) 310, 370, 371, 375, 379, 384, 597  
 Райян Ф. (Ryan F.) 195  
 Ракер Э. (Raker E.) 172  
 Ралль Ю. М. 215  
 Раменский Л. Г. 228, 229  
 Рамон-и-Кахал С. (Ramon-y-Cajal S.) 281  
 Ранвье Л. (Ranvier L. A.) 277  
 Рангасвами Н. (Rangaswamy N.) 347  
 Рапопорт И. А. 307, 374  
 Раппапорт Х. (Rappaport H. R.) 196  
 Расмуссен Т. (Rasmussen T.) 89  
 Распайль Ф. (Raspail F. V.) 254  
 Рассел У. (Russel W.) 496  
 Ратнер В. А. 597  
 Рау В. (Rau W.) 60  
 Рау Ф. (Rau Ph.) 26  
 Рау У. П. (Rau W. P.) 520  
 Раункьер К. (Raunkier K.) 14, 15, 57, 58, 223  
 Раус П. (Rows P.) 520  
 Рашевский Н. (Rashevsky N.) 283, 289, 582  
 Ребиндер П. А. 294  
 Редер К. (Roeder K. O.) 113  
 Резникова С. А. 348  
 Рейбиш П. (Reibisch P.) 74  
 Рейд Э. (Reid E.) 465  
 Рей Ланкастер Э. (Rey Lancaster E.) 368  
 Рейнке, И. 81  
 Рейпер Дж. (Reyper J.) 71  
 Рейпер К. Б. (Reyper K. B.) 69  
 Рейхардт В. (Reichardt W.) 586  
 Рейхерт К. (Reichert K.) 180  
 Ремане А. (Remane A.) 248, 404, 405, 408  
 Ренсон С. (Ranson S. W.) 91  
 Рентген В. К. (Roentgen W. K.) 286  
 Ренш Б. (Rensch B.) 25, 367, 379, 383, 408, 415, 416  
 Реншоу Б. (Renshaw B.) 87, 279  
 Рехцигл М. (Rechcigl M.) 261  
 Риньяно Э. (Rigniano E.) 81  
 Рис Г. (Ris H.) 527  
 Рич А. (Rich A.) 462  
 Ричардс А. (Richards A.) 101  
 Ричардс Ф. (Richards F.) 20, 60  
 Роббинс Ф. (Robbins F.) 518  
 Робертс Р. (Roberts R.) 461  
 Робертсон Дж. (Robertson G.) 450  
 Робертсон Н. (Robertson N.) 16, 59  
 Робертсон Т. Б. (Robertson T. B.) 325

- Роде А. А. 141  
 Роде В. (Rohde W.) 243  
 Родендорф Б. Б. 392  
 Родин Л. Е. 227, 547, 548  
 Родина А. Г. 245  
 Родионов Г. Б. 343  
 Роза Д. (Rosa D.) 367  
 Розанова М. А. 224, 376, 379  
 Розен У. (Rosen W.) 345  
 Розенбек Г. (Rosenbeck G.) 454  
 Розенблатт Ф. (Rosenblatt F.) 594, 595  
 Розенблюм Д. Е. 567  
 Розенблут А. (Rosenbluth A.) 583  
 Розов Н. Н. 547, 548  
 Рокицкий П. Ф. 310  
 Роллер А. (Roller A.) 509  
 Рольф Д. (Rolfe D.) 481  
 Романов И. Д. 337  
 Ромашов Д. Д. 310, 370  
 Ропер Дж. А. (Roper J. A.) 200  
 Росс Р. (Ross R.) 30  
 Росс Х. (Ross H.) 152  
 Россиков К. Н. 203, 215  
 Россолимо Л. Л. 238  
 Ростан Ж. (Rostand J.) 408  
 Рот Е. (Roth E. M.) 570  
 Ротман Р. (Rotman R.) 506, 516, 522  
 Ротшильд Л. (Rotschild L.) 530  
 Роулей Дж. (Rowley J.) 335  
 Роулей И. (Rowley I.) 341  
 Роусон Д. (Rawson D.) 240  
 Роуэн У. (Rowan W.) 208  
 Ру В. (Roux W.) 298, 316—319, 321, 322, 528  
 Рубен С. (Ruben S.) 129  
 Рубинштейн Д. Л. 257  
 Рубнер М. (Rubner M.) 161  
 Рубцов И. А. 217  
 Руденко Ф. Е. 336  
 Руженцов В. Е. 396  
 Ружичка Л. (Ružička L.) 170  
 Руланд В. (Ruland W.) 260  
 Руми В. А. 336  
 Румянцев А. В. 250, 257, 422  
 Рунстрем И. (Runnström J.) 530  
 Руперт К. (Rupert C.) 494  
 Руска Х. (Ruska H.) 518  
 Рутисхаузер А. (Rutishauser A.) 337, 338, 340, 349  
 Руткевич М. Н. 557  
 Руттен Г. (Rutten G.) 440  
 Руттнер Ф. (Ruttner F.) 240  
 Ру-Чи-Хуанг (Ru-Chi-Huang) 491  
 Рыбченко О. И. 340  
 Рылов В. М. 235  
 Рындзюнский А. Г. 414  
 Рынин Н. А. 561  
 Рыхлик И. (Pychlik I.) 462  
 Рюккерт И. (Rückert I.) 527  
 Рябуха А. К. 266  
 Сабанеев А. 465  
 Сабинин Д. А. 135, 138, 260, 355, 358  
 Савайл Д. (Savail J.) 70, 71  
 Савич Е. И. 343  
 Савченко М. И. 335  
 Саган К. (Sagan K.) 440, 443, 575—577  
 Саес Ф. (Saez F.) 269  
 Сажрэ О. (Sageret A.) 296, 300  
 Сакаи К. (Sakai K.) 150, 379  
 Саккардо П. (Saccardo P. A.) 69, 70  
 Сакс Ю. (Sacks J.) 73  
 Саксен Л. (Saxén L.) 332  
 Салганик Р. И. 464  
 Самнер Дж. Б. (Sumner J. B.) 170, 465  
 Самойлов А. Ф. 94, 99, 107  
 Самойлов Я. В. 433  
 Самыгин Г. А. 149  
 Сапегин А. А. 369  
 Сапожников Д. И. 185, 430, 432, 435  
 Саппен-Труффи Т. (Sappin-Trouffi T.) 58  
 Сассекс А. (Sussex A.) 60  
 Сассекс Дж. (Sussex J.) 61  
 Сассен М. (Sassen M.) 341  
 Сассман А. (Sussman A.) 59  
 Сатарова Н. А. 146, 147  
 Сахар Р. (Sachar R.) 339, 340  
 Сахаров В. В. 307, 374  
 Свами Б. (Swamy B. G. Z.) 339  
 Сведберг Т. (Svedberg T.) 171  
 Светайло Э. Н. 461  
 Светлов П. Г. 412  
 Свирежев Ю. М. 597  
 Свит Р. (Sweet R.) 459  
 Севар М. (Sevag M.) 449  
 Севастьянов В. И. 568  
 Северин С. Е. 430  
 Севе-Седерберг Г. (Seve-Sederberg G.) 392  
 Северцов А. Н. 24, 45, 106, 107, 117, 214, 215, 220, 375, 378, 379, 383, 397, 402, 406, 408, 410, 415, 416, 418, 422, 432  
 Сегерестреле С. (Segeresträle S. G.) 248  
 Селларс Р. В. (Sellars R. W.) 19  
 Семеновко В. Е. 131  
 Семенов Н. Н. 471  
 Семенов-Тянь-Шанский П. П. 25, 27, 376  
 Семихатова О. А. 132  
 Сенгер Ф. (Sanger F.) 460, 462, 465, 466  
 Сент-Пол У. (Staint-Paul U. V.) 113  
 Сент-Дьёрдьи А., Спент-Дьёрдьи А. (Szent-Györdyi A.) 132, 164, 165, 170, 171, 277  
 Сенченкова Е. М. 7  
 Сениянинова-Корчагина М. В. 57, 385  
 Сербинов И. Л. 49, 70  
 Сергеев А. А. 567  
 Сергеев А. М. 409  
 Сергеев Л. И. 149, 355  
 Сергиев П. Г. 31  
 Серебровская К. Б. 445  
 Серебровский А. С. 312, 369  
 Серебряков И. Г. 58, 77, 223, 359  
 Серенсен С. (Sørensen S.) 163  
 Сержан Э. (Sargant E.) 342  
 Сермонти Г. (Sermoniti G.) 199  
 Сернан Ю. (Sernan J.) 563  
 Сетлоу Р. (Setlow R.) 494  
 Сеченов И. М. 30, 75, 86, 105, 232, 286, 571  
 Сиа Р. (Sia R.) 196  
 Сибирцев Н. М. 543  
 Сидов Г. (Sidow G.) 48, 69

- Сидоров Б. Н. 312  
 Сиекевиц П. (Siekevitz P.) 262, 459  
 Силантьев А. А. 203  
 Симинович Л. (Siminovich L.) 507  
 Симкин Г. Н. 213  
 Симпсон Г. (Simpson G. G.) 46, 379, 380, 383, 395, 396, 398, 406, 416, 432  
 Симрот Г. (Simroth H.) 74  
 Синг Р. (Syng R.) 171, 450  
 Синнотт Э. (Sinnott E.) 20, 60  
 Синская Е. Н. 376, 378, 379  
 Синсхеймер Р. (Sinsheimer R.) 482, 456—458, 509, 513  
 Сисакян Н. М. 142, 146  
 Сиферри Р. (Siferri R.) 50, 70  
 Скадовский С. Н. 240, 245, 256  
 Скиапарелли Дж. (Schiaparelli J.) 576  
 Скотт Д. (Scott D. H.) 29, 63, 368  
 Скрипчинский В. В. 358, 359, 360, 361  
 Скрыбин К. И. 31—34, 218  
 Скулачев В. П. 129, 431  
 Сладечек В. (Sladeczek W.) 245  
 Слейтер Э. (Sleiter E.) 172  
 Слесарев В. И. 562  
 Слободкин Л. (Slobodkin L. B.) 211  
 Слоним А. Д. 208, 209  
 Смараглова Н. П. 370  
 Смётана К. (Smetana K.) 262  
 Сמידли И. (Smeadly I.) 169  
 Смирнова Е. А. 369  
 Смит Г. У. (Smith H. W.) 71, 101  
 Смит Дж. (Smith J. D.) 498  
 Смит Дж. М. (Smith J. M.) 127, 370, 372, 453, 456, 457, 591  
 Смит К. (Smith K. L.) 247, 496, 497  
 Смит С. Х. (Smith S. H.) 497, 501  
 Смит Х. (Smith H. O.) 456  
 Смолл Дж. (Small J.) 73, 74  
 Смэтс Я. (Smuts J.) 367  
 Снайдер У. (Snider W.) 51, 70  
 Снет П. (Snet P.) 178  
 Сноу М. (Snow M.) 24, 61  
 Сноу Р. (Snow R.) 61  
 Соболев Д. Н. 389, 407  
 Соболев Л. В. 103  
 Соболев С. Л. 589  
 Сочава В. Б. 369  
 Сойфер В. Н. 487, 494, 495  
 Сокал Р. (Sokal R.) 404, 405  
 Соколов Б. С. 393  
 Соколов Д. Н. 396  
 Соколов Н. Н. 313  
 Соколовская А. П. 75  
 Соландт Д. (Solandt D.) 96  
 Сольк Дж. (Salk J. E.) 521  
 Солнцева М. П. 340  
 Соловьев А. К. 150  
 Соловьев В. А. 148  
 Соловьев М. А. 150  
 Солтон М. (Solton M.) 180  
 Сольмс-Лаубах Г. (Solms-Laubach H.) 74  
 Сорокин К. (Sorokin K.) 574  
 Сорокин Ю. И. 243  
 Соссюр Н. Т. (Saussure N. T.) 157  
 Спалланцани Л. (Spalanzanni L.) 295  
 Спальдинг Д. (Spalding J.) 110, 114  
 Спароу А. (Sparrow A.) 348  
 Спасский В. А. 571  
 Спат Л. (Spate L.) 396  
 Спеер Х. (Spaer H.) 573  
 Спенсер Г. (Spencer H.) 409  
 Спенсер-Джонс Г. (Spenser-Johns G.) 576  
 Спириг А. С. 178, 429, 435, 455, 461—463, 483, 488, 541  
 Спорн К. (Sporne K.) 33, 64  
 Спригг Р. (Sprigg P.) 399  
 Стадлер Л. (Stadler L. J.) 307  
 Стайлз В. (Stiles W.) 132  
 Сталь Ф. (Stahl F.) 457, 481  
 Станчинский В. В. 211, 376  
 Станюкович К. В. 15, 57  
 Старлинг Э. (Starling E. H.) 99, 100, 102  
 Старобогатов Я. И. 24, 35  
 Старринг К. К. (Starring C. C.) 353  
 Стеббинс Дж. (Stebbins G. L.) 60, 64, 75, 379  
 Стейн В. (Stein W.) 431, 466  
 Стеман-Нильсен Е. (Stemann-Nielsen E.) 243  
 Стениер Р. (Stanier R.) 178, 185  
 Стениес Э. (Stenies E.) 393  
 Стенли У. (Stanley W.) 137, 170, 444, 451, 496, 497, 504, 522  
 Стент Г. (Stant H.) 510, 512  
 Стеншю Э. (Stensjö E. H.) 392  
 Степанцов В. И. 569  
 Стертевант А. (Sturtevant A. H.) 304—306, 380  
 Стефенсон Д. (Stefenson D.) 483  
 Стефенсон М. (Stefenson M.) 190  
 Стикленд Л. (Stickland L. H.) 183  
 Стинбок П. (Steenbock P.) 170  
 Стокер Б. (Stocker B.) 198, 509  
 Стокс Дж. (Stokes J. G.) 580  
 Столфелд М. (Stallfeld M.) 266  
 Стommel Г. (Stommel H.) 244  
 Стоу Дж. (Stow J.) 336  
 Страсбургер Э. (Strasburger E.) 249, 298, 299, 342  
 Страхов Н. М. 401  
 Стрейзингер Г. (Streisinger G.) 509  
 Стрейн Г. (Strain H. H.) 127  
 Стрелин Г. С. 266  
 Стрелков А. А. 24  
 Стрелкова О. О. 66, 75  
 Стрельников И. Д. 208  
 Стрельцов В. В. 567, 571  
 Стреттон А. (Stretton A.) 489  
 Строганов Н. С. 241, 245  
 Строгонов Б. П. 148  
 Строева О. Г. 330  
 Стугрен Б. (Stugren B.) 207  
 Стьюард Ф. (Steward F.) 138  
 Стэдман Э. (Stedman E.) 463, 491  
 Стэдман Э. (Stedman E. (mrs)) 463, 491  
 Суюека Н. (Sueoka N.) 196  
 Суетова И. А. 227  
 Суиннертон Р. (Swinnerton C.) 368  
 Сукачев В. Н. 19, 212, 223, 224, 228, 230, 369, 370, 379, 391, 549  
 Сулакадзе Т. С. 149  
 Суонн М. (Swann M.) 265

- Суханов В. Б. 218  
 Сухов К. С. 502  
 Сушкин П. П. 44  
 Суэж Р. (Soueges R.) 338, 339, 349  
 Схоутен С. (Shouten S.) 253  
 Сцилард Л. (Scillard L.) 190, 464  
 Споллози Д. (Szollosi D. G.) 527  
 Сырейщиков Д. П. 75  
 Сэбин А. (Sabin A.) 521  
 Сэмнер Ф. (Sumner F. B.) 367, 376  
 Сэттон В. (Sutton W.) 303
- Тавара С. (Tawara S.) 98  
 Тавровский В. А. 24  
 Тайлер А. (Tyler A.) 524  
 Такамина И. (Tacamina I.) 102  
 Такахаши И. (Takahashi I.) 457, 466  
 Такоб (Takob) 463  
 Такхольм Г. (Takhholm G.) 374  
 Талиев В. И. 363  
 Талмадж М. (Talmadge M.) 196  
 Тамамшян С. Г. 59  
 Тамия Х. (Tamiya H.) 573  
 Тамм И. (Tamm I.) 457  
 Тамман Г. (Tamman G.) 159, 160  
 Танака М. (Tanaka M.) 348  
 Танг М. (Tanghe M.) 213, 214  
 Тапшель А. (Tappel A.) 470  
 Тарусов Б. Н. 468—471  
 Тарханов И. Р. 106  
 Тасаки И. (Tasaki J.) 277  
 Таусон В. О. 183  
 Тахтаджян А. Л. 54, 56, 65, 66, 69, 383, 397, 408
- Творус Е. К. 146, 147  
 Тейлор Дж. (Teylor J.) 348, 481  
 Тейлор К. (Taylor K.) 514  
 Тейс Р. В. 129  
 Тейсен Г. (Tijsen H.) 48, 69  
 Тейсье Ж. (Teissier G.) 379  
 Тейар де Шардэн П. (Teihard de Chardin P.) 16, 402, 543, 557  
 Тейтум Э. (Tatum E. L.) 194, 195, 198, 474, 479, 508  
 Темброк Д. (Tembrok G.) 119  
 Темин Г. (Temin H.) 452, 482, 521  
 Тенар Л. Ж. (Thénard L. J.) 154  
 Тенсли А. (Tansley A. G.) 52, 54, 211, 213, 225, 549
- Теобальд Ф. (Theobald F. V.) 31  
 Теорелл Г. (Theorell H.) 171  
 Теофраст-Феофраст 351  
 Теплов В. П. 205  
 Теппер Е. З. 177  
 Теренака М. (Terenaka M.) 502  
 Теренин А. Н. 129, 472  
 Терентьев А. Н. 444  
 Терентьев П. В. 41, 42  
 Терехин Э. С. 334  
 Тер-Минасян М. Е. 24  
 Тзен Ан Чем, Тсен Ан Хем (Tsen An Chem) 497
- Тидеман Г. (Tiedemann H.) 538  
 Тизелиус А. (Tiseliuss A.) 171, 449  
 Тил Дж. (Teal J. M.) 247
- Тимаков В. Д. 179  
 Тимирязев К. А. 152, 272, 273, 287, 312, 321, 351, 365, 368, 430, 439, 551  
 Тимофеев-Ресовский Н. В. 211, 288, 307, 310, 312, 379, 416, 585, 597  
 Тинберген Н. (Tinbergen N.) 44, 109, 111, 112, 118, 119  
 Тиндаль Дж. (Tyndall J.) 439  
 Тинеман А. (Thienemann A.) 238—240, 242
- Тиноко Л. (Tinoco L.) 457  
 Тиняков Г. Г. 313  
 Тиссьер А. (Tissier A.) 461  
 Тихов Г. А. 576  
 Тихоненко Т. И. 457  
 Тишлер В. (Tischler W.) 212, 213  
 Тодд А. (Todd A.) 453  
 Тойвонен С. (Toivonen Sulo) 331, 332  
 Токин Б. П. 145, 332, 333  
 Толлинг Д. (Talling D.) 243  
 Толмач Л. (Tolmach L.) 196  
 Толмачев А. И. 77  
 Толмачев И. М. 353  
 Том Р. (Thom R.) 591  
 Том Ч. (Tom Ch.) 69  
 Тома А. (Thomas A.) 251  
 Тома М. (Thomas D. M.) 187  
 Томас Г. (Thomas H.) 100  
 Томизава Д. (Tomizawa J.-I.) 495  
 Томпсон А. У. (Thompson A. W.) 591  
 Томпсон С. В. (Thompson C. W.) 231  
 Томпсон Ф. (Thompson F.) 159  
 Томпсон Х. К. (Thompson H. C.) 353  
 Томсон В. (Thomson W.) 389  
 Топачевский А. В. 59  
 Торп У. (Thorpe W. H.) 115, 117  
 Тоуэр У. (Tower W. L.) 366  
 Транковский Д. А. 336  
 Траншель В. Г. 51, 70  
 Траскиатти Д. (Traskiatti D.) 465  
 Трауб П. (Traub P.) 20, 462  
 Траубе Ж. (Traube J.) 292  
 Траубе М. (Traube M.) 155  
 Траут Р. (Traut R.) 462  
 Тринчер К. С. 141  
 Тролля В. (Troll W.) 60  
 Трошин А. С. 136, 260  
 Трулевич Н. В. 227  
 Трут Л. Н. 115, 122  
 Тсо П. (Тсьо П.) (Ts'o P. O.) 142, 491  
 Тудей Дж. (Thoday J. M.) 372, 378, 383  
 Туева О. Ф. 136  
 Туманов И. И. 146, 149, 150  
 Тунберг Т. (Thunberg T.) 128, 166  
 Туорт Ф. (Twort F.) 502, 503, 522  
 Турессон Г. (Turesson G. W.) 224, 376, 379  
 Турилл У. (Turrill W.) 376  
 Туркин Н. В. 203, 215  
 Тьюринг А. (Turing A. M.) 591  
 Тюре Г. (Thuret G. A.) 351
- Уайт Г. (White H.) 456  
 Уайт М. (White M.) 379  
 Уайт Ф. (White Ph.) 138

- Уайт Э. (White E.) 563  
 Уайтхауз Г. (Whitehouse G.) 32, 64  
 Уардлоу К. (Wardlow C.) 339  
 Уваров Б. (Uvarov B.) 215  
 Уголев А. М. 107  
 Вебер Дж., Вебер Дж. (Weber J.) 340  
 Уивер Е. Г. (Wever E. G.) 92  
 Уиггертс К.-Г. (Wiggers C.-J.) 99  
 Уиглсворс В. Б. (Wigglesworth V. B.) 38  
 Уйгл Дж., Уэйгл Дж. (Weigle J.) 515  
 Уилди П. (Wildy P.) 496  
 Уилкинс М. (Wilkins M.) 455  
 Уиллис Дж. (Willis J.) 65, 74  
 Уимен Д. (Wimen D.) 465  
 Уилмер Э. (Willmer E. N.) 423  
 Уилсон Ч. (Wilson Ch.) 6, 54  
 Уингстренд К. (Wingstrand K.) 26, 34  
 Уинн-Эдвардс В. Ц. (Wynne-Edwards V. C.) 210  
 Уиппл Дж. (Wipple G. C.) 245  
 Уирн Дж. (Wirn J.) 101  
 Уитмен Ч. (Whitman Ch.) 110  
 Уиттекер Р. (Whittaker R.) 213, 230  
 Умбаргер Г. (Umbarger H.) 464  
 Умезаки И. (Umezaki U.) 59, 73  
 Умрихина А. Г. 442  
 Уоддингтон К. Х. (Waddington C. H.) 18  
 81, 323, 371, 372, 379  
 Уоккер П. (Walker P.) 464  
 Уолд Г. (Wald G.) 92, 433, 444  
 Уолдрон И. (Waldron I.) 587  
 Уолкер Е. (Walker E.) 48  
 Уоллер А. (Waller A.) 99  
 Уоллер Д. (Waller D.) 461, 462  
 Уоллес А. (Wallace A. R.) 136, 365, 368, 382  
 Уолтер У. Г. (Walter W. G.) 90, 593  
 Уолтон У. (Wolton W.) 562  
 Уолш Д. (Walsch D.) 466  
 Уордло К. (Wardlaw C.) 59, 60  
 Уотсон Дж. (Watson J. D.) 195, 454, 455, 461, 462, 464, 496, 509, 518, 585  
 Уоттс-Тобин Р. (Watts-Tobin R.) 511  
 Уранов А. А. 57, 357  
 Уршпрунг А. (Ursprung A.) 139  
 Успенская Л. И. 369  
 Успенский Е. Е. 190  
 Устинова Е. И. 338, 349  
 Уткин И. А. 266  
 Ухтомский А. А. 81, 87, 89, 96, 113, 279, 282  
 Ушаков Б. П. 25, 38, 218, 268  
 Уэлдон В. (Weldon W. F. R.) 366  
 Уэллер Т. (Weller T.) 518  
 Уэлч П. С. (Welch P. S.) 236  
 Уэт Д. (Wet J.) 378  
 Уэтмор К. (Wetmore C.) 60  
 Фавр-Дюшартр М. (Favre-Duchartre M.) 343  
 Фагерлинд Ф. (Fagerlind F.) 337, 343  
 Фарберг С. (Farberg S.) 455  
 Федотина В. Л. 500  
 Федотов Д. М. 394, 412, 413  
 Федченко Б. А. 224  
 Фельген Р. (Feulgen R.) 254, 454  
 Фёльдберг В. (Feldberg W.) 94  
 Фенюк Б. К. 215  
 Ферворн М. (Verworn M.) 82, 249  
 Ферри Л. В. 312  
 Фестер О. (Fester O.) 89  
 Филатов В. П. 150  
 Филатов Д. П. 330, 332, 409  
 Филиппов Г. С. 193, 307, 373  
 Филлипс Д. (Phillips D.) 467  
 Филомафитский А. М. 155  
 Финлей Ч. (Finlay Ch.) 30  
 Финн В. В. 336  
 Финн Р. (Finn R. K.) 190  
 Фиц-Жаме Ф. (Fitz-James Ph.) 180  
 Фишер А. (Fischer A.) 250  
 Фишер Г. (Fischer H.) 127, 128  
 Фишер Д. (Fisher D.) 341  
 Фишер М. (Fischer M.) 260  
 Фишер О. (Fischer O.) 582  
 Фишер Р. (Fischer R. A.) 310, 368, 371, 375, 379, 597  
 Фишер У. (Fischer U.) 567  
 Фишер Э. (Fischer E.) 69, 157—160, 366, 465  
 Флак М. (Flack M.) 98  
 Флемминг В. (Flemming W.) 170, 180, 187, 249, 250, 298  
 Флеров А. Ф. 224  
 Флетчер У. М. (Fletcher W. M.) 97  
 Флори Г. (Florey H. W.) 170, 187  
 Флоркэн М. (Florkin M.) 64, 428, 432—435  
 Фогель Дж. (Vogel J.) 185  
 Фогт В. (Vogt W.) 322—324  
 Фогт М. (Vogt M.) 518, 523  
 Фогт О. (Vogt O.) 19, 34, 83, 88  
 Фойт К. (Voit C.) 161  
 Фокс Д. (Fox D.) 459  
 Фокс М. (Fox M. W.) 196  
 Фокс С. (Fox S.) 443, 447, 448  
 Фолитарек С. С. 370  
 Фолкон Дж. (Falcon J.) 59  
 Фоль Г. (Fol H.) 249, 527  
 Фомин С. В. 593  
 Фонбрюн П. (Fonbrune P.) 253  
 Форбс С. А. (Forbes S. A.) 235  
 Форд Э. (Ford E.) 371, 379, 381  
 Форе Ж. (Faure G.) 154  
 Форель А. (Forel F. A.) 235  
 Формозов А. Н. 205, 211, 213, 215  
 Фостер А. (Foster A.) 12, 56  
 Фостер Дж. (Foster J. W.) 185  
 Фрай Ф. (Fry F. E. J.) 25  
 Франк Г. М. 12  
 Франк О. (Franck O.) 98  
 Франклин Р. (Franklin R.) 266, 455, 496  
 Франц В. (Franz V.) 383, 416  
 Фредерик П. (Frédéricq P.) 515  
 Фрей-Вислинг А. (Frey-Wyssling A.) 341  
 Фрёлих Ф. (Fröhlich F.) 92  
 Френкель-Конрат Х. (Frenkel-Conrat H.) 452, 496, 497, 522  
 Фридерикс К. (Friederichs K.) 204  
 Фридолин В. Ю. 211  
 Фриз Г. де (Vries H. de) 193, 259, 287, 298, 301, 303, 365

- Фриз Э. (Freese E.) 451, 511  
 Фризнер Р. (Friesner R.) 266  
 Фримен В. (Freeman V.) 508  
 Фритч Г. (Fritsch G.) 88  
 Фриш К. (Frisch K.) 110  
 Фрич Ф. (Fritsch F.) 18, 56, 59, 71  
 Фрост Ф. (Frost F.) 56  
 Фрош П. (Frosch P.) 516  
 Фултон Дж. (Fulton J.) 31, 86, 88  
 Функ К. (Funk K.) 162  
 Фурман О. (Furman O.) 217  
 Фурман Ф. (Furmann F.) 180  
 Фурно Э. (Fournau E.) 159  
 Фэйрчайлд Т. (Fairchild T.) 295  
 Фэрли Б. Дж. (Farley B. G.) 594  
 Хаберланд Г. (Haberlandt G.) 349  
 Хэгебум Г. (Hageboom G.) 263  
 Хэгено Ф. (Hageno F.) 261  
 Хэгеруп О. (Hagerup O.) 374  
 Хэгстрём Б. (Hagström B.) 530  
 Хайлов К. М. 19  
 Хайльманн Г. (Heilmann G.) 48  
 Хаймэн Л. (Huyan L.) 408  
 Хайями Х. (Hayami H.) 168  
 Хайнд Р. (Hinde R. A.) 117  
 Хаккетт Д. П. (Hackett D. P.) 133  
 Хаксли Дж. (Huxley J. S.) 2, 18, 24, 111, 323, 325, 363, 379, 382, 383, 415  
 Хаксли Э. (Huxley A. F.) 97, 273, 275, 278, 582, 583  
 Ханафуза Х. (Hanafusa H.) 520  
 Хансен Х. (Hansen H.) 51, 70, 200  
 Харвей Х. (Harvey H. W.) 244  
 Хардер Р. (Harder R.) 38, 65, 128  
 Харди Г. (Hardy H. G.) 310  
 Харихарасубраманиан В. (Hariharasubramanian V.) 497  
 Харлан Д. (Harlan J.) 378  
 Харлоу Г. (Harlow H. F.) 117  
 Харрингтон Т. Е. (Harrington T. E.) 104  
 Харрис Т. (Harris T.) 54  
 Харт Р. (Hart R.) 498  
 Хартерт Э. (Hartert E.) 43  
 Хартлайн Г. К. (Hartline H. K.) 80, 92, 96  
 Хартли Р. (Hartley R. V.) 584  
 Хартман П. (Hartmann P.) 197  
 Хартри Э. (Hartrey E.) 263  
 Харуна И. (Haruna I.) 512  
 Хаскинс С. (Haskins S.) 374  
 Хатт Р. (Hatt R.) 48  
 Хатчинсон Г. Э. (Hutchinson G. E.) 549  
 Хатчинсон Д. (Hutchinson J. E.) 235, 242, 244  
 Хатчинсон Дж. (Hutchinson J. E.) 63, 64, 65  
 Хаята Б. (Hayata B.) 57, 58, 72  
 Хеберер Г. (Heberer G.) 382  
 Хевеси Г. (Hevesy G. K.) 138  
 Хегнер Р. (Hegner R.) 217  
 Хейнрот М. (Heinroth M.) 43, 44  
 Хейнрот О. (Heinroth O.) 43, 44, 110  
 Хейпс К. (Haypes C.) 441  
 Хейс Б. (Hayes B.) 198  
 Хендрикс С. (Hendricks S.) 357  
 Хенш Ф. (Hensch Ph.) 104  
 Херр Н. (Hoerr N.) 255  
 Херрик Ч. (Herrick Ch.) 81  
 Херриотт Р. (Herriott R.) 196, 507  
 Херст Г. К. (Hirst G. K.) 517, 520  
 Херши А. (Hershey A.) 370, 457, 506, 507, 513, 522  
 Хесин-Лурье Р. Б. 459, 463, 483, 491  
 Хиден Г. (Hyden H.) 281  
 Хилл А. В. (Hill A. V.) 96—98, 160, 283, 293  
 Хилл Л. (Hill L.) 178  
 Хилл Р. (Hill R.) 128, 129, 142  
 Хильтнер Л. (Hiltner L.) 134  
 Хинчин А. Я. 584  
 Хиншельвуд К. (Hinschelwood C. N.) 471, 584  
 Хируми Х. (Hirumi H.) 497  
 Хичкок Ф. (Hutchcock F. A.) 575  
 Хлопин Н. Г. 258, 408, 418, 420, 421, 424  
 Ховнавиан Х. (Hownawian H.) 576  
 Хогланд М. (Hogland M.) 459, 469, 483  
 Хогнесс Д. (Hogness D.) 456  
 Ходашова Р. С. 222  
 Ходжкин А. (Hodgkin A. L.) 97, 274—276, 582, 583  
 Холдейн Дж. Б. С. (Haldane J. B. S.) 370, 372, 374, 375, 379, 382, 398, 426, 428, 435, 438, 597  
 Холдейн Дж. С. (Haldane J. S.) 82, 99, 100, 571  
 Холлингс М. (Hollings M.) 499  
 Холл К. (Hall K.) 48, 121  
 Холли Р. (Holly R.) 460, 461  
 Холлидей Р. (Holliday R.) 479, 486  
 Холм Т. (Holm T.) 45, 67  
 Холмс К. (Holms K.) 496  
 Холодковский Н. А. 203  
 Холодный Н. Г. 143, 144, 177, 179, 203, 356, 562  
 Хольст Э. (Holst E. V.) 113  
 Хольт А. (Holdt A.) 562  
 Хопвуд Дж. (Hopwood J.) 59, 199, 200  
 Хопкинс Н., Гопкинс Н. (Hopkins N.) 515  
 Хоппе-Зейлер Ф. см. Гоппе-Зейлер Ф. (Hoppe-Seyler F.)  
 Хорн Р. (Horn R.) 496  
 Хорслей В. (Horsley V.) 91  
 Хоскинс М. (Hoskins M.) 521  
 Хоуленд Г. (Howland J.) 495  
 Хохлов С. С. 340  
 Хочкисс Р. (Hotchkiss R.) 196, 451  
 Храдечна З. (Hradečna Z.) 514  
 Христиан В. (Christian W.) 164  
 Христов М. (Christoff M.) 349  
 Хрущов Г. К. 266  
 Худяк М. И. 339  
 Хульт Р. (Hult R.) 14, 57  
 Хурвитц Дж. (Hurwitz G.) 456  
 Хэд Г. (Head H.) 89  
 Хьюбнер Р. (Huebner R.) 520  
 Хьюит Ч. (Hewitt C. G.) 215  
 Хюбнер Г. (Hübner H.) 140  
 Цандер Ф. А. 564  
 Цанев Р. 464



- Цвет М. С. 126, 127, 171  
 Цедруп Л. (Cedrup L.) 345  
 Цеб Я. Я. 240  
 Цейтлин М. (Zeitlin M.) 497  
 Ценковский Л. С. 232  
 Ценктелер М. (Zenktele M.) 347  
 Целлин М. Л. 584, 592, 595  
 Циглер Г. (Ziegler H.) 319  
 Циеминис К. К. 495  
 Циммер Р. (Zimmer R.) 288, 307  
 Циммерман В. (Zimmermann W.) 53—55, 66  
 Цингер Ник. Вас. 368  
 Цингер Нат. Вас. 336, 342, 345, 346  
 Циндер Н. (Zinder N.) 197, 508, 509, 511  
 Циолковский К. Э. 560—564  
 Циттель К. (Zittel K.) 390  
 Цыбульский Н. О. 566
- Чаговец В. Ю. 97, 289  
 Чайлахян М. Х. 352, 356, 357, 361  
 Чанг М. (Chang M.) 471  
 Чанс Б. (Chance B.) 172  
 Чапек Ф. (Capek F.) 425  
 Чаргафф Э. (Chargaff E.) 429, 454, 455  
 Чахотин С. С. 253  
 Чебоксаров М. Н. 103  
 Чеботарь А. А. 341  
 Чейз С. (Chase S.) 349, 507, 522  
 Чейн Э. (Chain E.) 170, 187  
 Чемберлен Э. (Chamberlain E.) 349  
 Чемберс Р. (Chambers R.) 253, 256, 592, 596  
 Ченцов Ю. С. 464  
 Чепман Б. (Chapman B.) 73  
 Чепмен Р. (Chapman R.) 209, 215  
 Чепман Ф. (Chapman F.) 44, 201  
 Чермак К. (Tschermak K. von) 301, 303  
 Черниговский В. Н. 80, 93, 282  
 Чернов С. А. 42  
 Чернояров М. В. 338  
 Черняков И. Н. 571  
 Чесноков В. А. 573  
 Чеснола А. (Cesnola A. P.) 368, 369  
 Честер К. (Chester K. S.) 30, 63  
 Четвериков А. Г. 146  
 Четвериков С. С. 17, 114, 310, 311, 346, 373, 379, 597  
 Чистяков И. Д. 298  
 Читти Д. (Chitty D.) 211  
 Чиука М. (Ciuca M.) 197, 504  
 Чок Л. (Chalk L.) 13, 56  
 Чопра Р. (Chopra R.) 339  
 Чэпвилл Ф. (Chapeville F.) 485
- Шаал Э. (Schaal E.) 465  
 Шабадаш А. Л. 262  
 Шабарова З. А. 461  
 Шабри Л. (Chabry L.) 319  
 Шаде Г. (Schade H.) 292  
 Шадефо М. (Chadefaud M.) 38, 65  
 Шаллер Д. (Schaller J. B.) 118  
 Шанже Ж. (Changeux J.) 464  
 Шанц Г. (Schantz H.) 146  
 Шанвиль Ф. (Schapville F.) 459
- Шапиро Н. И. 312, 380  
 Шапошников В. Н. 183, 184, 190  
 Шардар Р. (Chardard R.) 340  
 Шаудин Ф. (Schaudinn F.) 28, 181  
 Шафер Б. (Szafer B.) 76, 77  
 Шафнер Дж. (Schaffner J.) 28, 63  
 Шахман Г. (Schachman H.) 185  
 Шахов А. А. 147  
 Шахт Г. (Schacht H.) 351  
 Шацкий Е. А. 425  
 Шванвич Б. Н. 33, 37  
 Шванн Т. (Schwann Th.) 154  
 Шварц С. С. 218, 220, 377, 557  
 Швейковский Й. (Svejkovsky J.) 76  
 Швенденер С. (Schwendener S.) 12, 56  
 Швердтфегер Ф. (Schwerdtfeger F.) 211  
 Швигк Х. (Schwiegk H.) 98  
 Шерель М. (Chevreul M. E.) 154  
 Шевырев И. Я. 134, 203  
 Шелфорд В. (Shelford V. E.) 202, 204, 211  
 Шемин Д. (Shemin D.) 127  
 Шемякин М. М. 469  
 Шенбайн Х. Ф. (Schonbein Ch. F.) 155  
 Шенников А. П. 228, 230  
 Шеннон К. (Shannon C.) 584, 587, 588  
 Шепард Р. (Scheppard R.) 497  
 Шеперклаус В. (Schäperclaus W.) 245  
 Шеппард Ф. (Scheppard Ph.) 378, 379, 381  
 Шепелев Е. Я. 573  
 Шепли Х. (Shaply H.) 575  
 Шерман Ф. (Shermann F.) 255  
 Шеррингтон Ч. (Scherrington Ch.) 80, 83, 85—87, 105  
 Шёстранд Ф. (Sjostrand F. S.) 256, 273  
 Шестаков С. В. 495  
 Шефер А. (Scheffer A.) 439, 551  
 Шеффер В. (Schaeffer W.) 190  
 Шибальский В. (Szybalski W.) 458, 475, 514  
 Шилов И. А. 208, 209  
 Шильдраут К. (Schildkraut K.) 457  
 Шимкевич В. М. 367  
 Шимпер А. (Schimper A. F. W.) 74, 146, 221  
 Шиндевольф О. (Schindewolf O.) 385, 395, 396, 401, 402, 407  
 Шиндлер Д. (Schindler D.) 246  
 Шир К. (Scheer C. L.) 49, 69  
 Шислер Л. (Schisler L.) 499  
 Шифрин Д. М. 381  
 Шифф А. (Schiff A.) 266  
 Шифф Г. (Schiff G.) 465  
 Шишкин Б. К. 47, 69  
 Шишкин М. А. 398  
 Шкловский И. С. 575  
 Шлегель Д. (Schlegel D.) 501  
 Шлезингер Д. (Schlezinger D.) 451  
 Шлезингер М. (Schlesinger M.) 504, 506  
 Шлейден М. (Schleiden M.) 54, 351  
 Шлейхер М. (Schleicher M.) 298  
 Шлипер К. (Schlieper K.) 248  
 Шмальгаузен И. И. 18, 24, 41, 45, 114, 116, 325, 363, 371, 372, 379, 381, 383, 384, 392, 397, 402, 406, 413—417, 588

Шмидт А. (Schmidt A.) 56  
 Шмидт Г. А. 409  
 Шмидт К. (Schmidt K. P.) 204  
 Шмидт О. Ю. 147  
 Шмитхюзен И. (Schmithüsen I.) 76  
 Шмиц Р. (Schmitz R.) 59  
 Шнарф К. (Schnarf K.) 337, 338, 340, 343, 349  
 Шнейдер А. (Schneider A.) 298  
 Шнейдер В. (Schneider W.) 263  
 Шнейдер Л. (Schneider L.) 195  
 Шода Р. (Chodat R. H.) 72—74  
 Шонхеймер Р. (Schoenheimer R.) 169, 170  
 Шоо Р. (Soo R.) 65  
 Шопвуд Дж. (Shopwood J.) 59  
 Шорм Ф. (Sorm F.) 462, 466  
 Шорыгин А. А. 247  
 Шпеман Г. (Spemann H.) 319, 320, 323, 326—328, 330, 331  
 Шпигельман С. (Spiegelman S.) 458, 482, 483, 512  
 Шрамм Г. (Schramm G.) 442, 451, 452, 466, 496, 497, 522  
 Шрауб Ф. 429  
 Шредер Г. (Schfeder H. G. F.) 140  
 Шредер Э. (Schreder E.) 466  
 Шредингер Э. (Schrödinger E.) 18, 19, 288, 469, 575, 582, 585  
 Шрётер И. (Schrötter J.) 48, 69  
 Шрётер К. (Schroeter K.) 65, 74  
 Штакельберг А. А. 24  
 Штандфус М. (Standfuss M.) 366  
 Штарк П. (Starck P.) 143  
 Штегман Б. К. 44  
 Штейнман Э. (Steinmann E.) 142  
 Штермер К. (Stermer K.) 133  
 Штерн К. (Stern C.) 306, 307  
 Штеуер А. (Steuer A.) 234  
 Штеффен К. (Steffen K.) 338  
 Штокер О. (Stocker O.) 147, 152  
 Штоль А. (Stoll A.) 127  
 Штреземан Э. (Stresemann E.) 44  
 Штрель М. (Strel M.) 128  
 Штругхольд Х. (Strughold H.) 571, 576  
 Шуберт Г. (Schubert G.) 567  
 Шулеман В. (Schuleman W.) 258  
 Шульман С. С. 411  
 Шульц Р. С. 32  
 Шульц Ф. (Schoultz F.) 465  
 Шунк Э. (Schunck E.) 426  
 Шустер Г. (Schuster G.) 452  
 Шутка А. (Shutka A.) 442  
 Шутц Ф. (Schutz F.) 118  
 Шьельдерупп-Эббе Т. (Schjelderupp-Ebbe T.) 120  
 Шюргоф П. (Schürhoff P.) 343, 349  
 Шютценберг М. (Schützenberg M.) 386  
 Шютценберже П. (Schützenberger P.) 158  
 Щелкунов С. И. 423, 424  
 Щепотьев А. С. 391, 426  
 Щербаков А. И. 236  
 Эбель Ж. (Ebel J.) 460  
 Эбнер В. (Ebner V.) 418

Эванс Г. (Ewans H.) 258  
 Эвери О. (Avery O.) 196, 451  
 Эдгар Р. (Edgar R.) 487, 509  
 Эддингтон А. (Eddington A.) 385  
 Эдельштейн В. И. 150  
 Эдкинс Дж. (Adkins J.) 100, 101  
 Эдмондсон У. Т. (Edmondson W. T.) 246  
 Эдмунсон А. (Edmunson A.) 466  
 Эдриан Э. Д. (Adrian E. D.) 91, 92  
 Эйбелсон П. (Abelson P. H.) 433, 441  
 Эйбл-Эйбесфельдт И. (Eibl-Eibesfeldt I.) 119  
 Эйген М. (Eigen M.) 19  
 Эйзенман Г. (Asenmann G.) 468  
 Эйкман К. (Eykman C.) 161  
 Эйлер Г. (Euler H.) 163, 164, 182  
 Эйлер Л. (Euler L.) 283, 285, 580, 581  
 Эйлер У. С. (Euler U. S.) 279  
 Эймер Т. (Eimer T.) 410  
 Эйнсуэрт Дж. (Ainsworth G.) 59  
 Эйнтховен В. (Einthoven W.) 98, 99  
 Эйринг Г. (Eyring H.) 582  
 Эйхлер А. (Eichler A.) 1, 5, 52, 54  
 Экклс Дж. (Eccles J.) 86, 97, 275, 279  
 Экман С. (Ekman S.) 241, 248  
 Эколс Х. (Ekols H.) 515  
 Экхард М. (Ekkhard M.) 133  
 Элленбергер Г. (Ellenberger H.) 223  
 Эллерман В. (Ellerman V.) 520  
 Эллерман Дж. (Ellerman J. R.) 47  
 Эллис Э. (Ellis E.) 500, 501, 506, 522  
 Элтон Ч. (Elton Ch. S.) 204, 210, 211, 213, 215, 217, 219, 379, 549, 550, 555  
 Эльпинер И. Е. 442  
 Эльстер Г. (Elster H. J.) 243  
 Элфорд У. (Elford W. J.) 504, 518  
 Эмбден Г. (Embden H.) 162, 163, 169, 182  
 Эмерсон А. (Emerson A.) 20, 204  
 Эмерсон Р. (Emerson R.) 127  
 Эмлен И. (Emlen I. M.) 220  
 Энгельгардт В. А. 171, 172, 277, 427, 467  
 Энгельман Т. (Engelmann Th.) 105  
 Энгельс Ф. (Engels F.) 16, 105, 351, 551, 553  
 Энглер А. (Engler A.) 61, 62, 64, 69, 72, 74—77  
 Эндерлейн Г. (Enderlein G.) 179  
 Эндерс Дж. (Enders J.) 518, 523  
 Эндрюс К. (Andrews C.) 504  
 Эпплярд Р. (Appleyard R.) 575  
 Эпштейн Г. В. 256  
 Эпштейн Р. (Epstein R.) 487  
 Эрелль Ф. де (D'Herelle F.) 503, 504  
 Эрикссон И. (Eriksson I.) 70  
 Эрнст А. (Ernst A.) 46, 67, 340  
 Эскомб Ф. (Escombe F.) 140  
 Эсно-Пельтри Р. (Esnault-Peltre R.) 560  
 Эттингер А. (Oettinger A.) 593  
 Этуотер У. (Atwater W.) 161  
 Эфрусси-Тейлор Г. (Ephrussi-Taylor H.) 197, 451  
 Эшби Е. (Ashby E.) 357  
 Юганов Е. М. 568  
 Юдин К. А. 24, 218

Юзепчук С. В. 69  
Юнк В. (Junk W.) 163, 182  
Юнгес В. (Junges W.) 358, 360  
Юри Г. (Urey H.) 440, 443  
Юровская Г. Б. 268

Яблоков А. В. 211, 416  
Ябров А. А. 271  
Яздовский В. И. 566  
Якобсон Г. Г. 31, 32, 36

Яковлев В. А. 186  
Яковлев М. С. 334, 338, 340, 343  
Янг Е. (Young E.) 513  
Янг Р. (Young R. S.) 448, 577  
Яновский Ч. (Yanofsky Ch.) 475, 484,  
489  
Янсенс Ф. 306  
Ярвик Е. (Jarvik E.) 392  
Ятсу Н. (Yatsu N.) 319  
Ячевский А. А. 70  
Яценко-Хмелевский А. А. 56, 66

# ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ (В. И. Назаров) . . . . .	5
ВВЕДЕНИЕ (В. И. Назаров) . . . . .	9

## ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

### ИЗУЧЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ, РАСТЕНИЙ И МИКРООРГАНИЗМОВ. РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ЭКОСИСТЕМАХ

Г л а в а 1. ЗООЛОГИЯ [Б. Е. Быховский] . . . . .	24
Систематика, зоогеография, история фаун (25); Протистология (28); Паразитология (30); Малакология (34); Карцинология (35); Энтомология (36); Открытие и исследование погонофор (38); Ихтиология (39); Герпетология (40); Орнитология (42); Териология (45); Палеозоология (48); Охрана и преобразование фауны (49).	
Г л а в а 2. БОТАНИКА (Б. А. Старостин) . . . . .	52
Развитие органографии и теории цветка (52); Теломная теория (53); Успехи анатомии растений (56); Морфологические исследования (57); Системы цветковых растений (61); Теория вида у высших растений (66); Системы низших растений (69); География растений (74).	
Г л а в а 3. ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА [Е. Б. Бабский] . . . . .	78
Основные направления и тенденции развития (78); Борьба материализма и идеализма в физиологии (80); Физиология высшей нервной деятельности (83); Учение о координации функции центральной нервной системы (85); Рефлекторная регуляция положения тела (88); Локализация функций в коре больших полушарий (88); Электроэнцефалография (89); Функции промежуточного мозга и ретикулярной формации (90); Физиология органов чувств (91); Физиология вегетативной нервной системы (93); Учение о медиаторах (94); Физиология нервов и мышц (95); Физиология кровообращения (98); Физиология дыхания (99); Физиология питания и пищеварения (100); Физиология выделения (101); Эндокринология (102); Физиология человека (104); Сравнительная и эволюционная физиология (105) — Н. А. Григорян.	
Г л а в а 4. ЭТОЛОГИЯ (Л. В. Крушинский) . . . . .	109
Основополагающие труды (109); Изучение врожденных форм поведения (110); Изучение инстинктов как систематических признаков (111); Исследование механизмов инстинктивных реакций (111); Соотношение врожденных и приобретенных компонентов поведения (113); Этология и эволюционная теория (118); Изучение структуры сообществ (119); Практическое значение этологии (121).	
Г л а в а 5. ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ (П. А. Генкель, Е. М. Сенченкова) . . . . .	123
Сравнительная и эволюционная фитофизиология (125); Изучение фотосинтеза и хлорофилла (126); Кинетика и химизм фотосинтеза (128); Управление фотосинтезом (130); Природа дыхания (131); Минеральное питание (133); Поступление веществ в растение (134); Передвижение веществ и их обмен (137); Водный режим (138); Физиология субклеточных структур (141); Рост и ростовые процессы (143); Устойчивость растений к неблагоприятным условиям (146); Экологическая физиология растений (151).	

## Глава 6. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ (С. С. Кривобокова, А. Н. Шамин) 153

Применение органического анализа для изучения химических процессов в организме (153); Первые исследования окислительных процессов (154); Создание теорий химического строения жиров, углеводов и белков (156); Пептидная теория строения белка (158); Первые успехи в изучении природы биокаталитических реакций. Открытие специфичности действия ферментов (159); Разработка биохимических основ учения о питании. Открытие витаминов (161); Выделение и изучение основных биокаталитических систем (162); Успехи в изучении коферментов. Доказательство химической общности коферментов и витаминов (163); Решение проблемы аэробного дыхания. Открытие цикла трикарбоновых кислот (165); Создание представлений о системе биохимических обменных процессов (168); Изучение биологически активных соединений — ферментов и антибиотиков. Создание новых методов (170); Биоэнергетика (171) — В. П. Скулачев.

## Глава 7. ОБЩАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ (В. Н. Гутина) . . . . . 175

Особенности микробиологии в XX веке (175); Выявление экологического разнообразия мира микробов (176); Развитие принципов систематики микробов (177); Морфология и цитология микроорганизмов (179); Физиология и биохимия микроорганизмов (181); Изучение фотосинтезирующих бактерий (184); Изучение азотфиксирующих бактерий (185); Современный этап в развитии микробиологии (186); Практическое использование биосинтетической и трансформирующей деятельности микробов (186); Проблема управляемого культивирования (190); Основные этапы развития генетики микроорганизмов (191); Генетика бактерий (194); Изучение трансформации, трансдукции, конъюгации и лизогенной конверсии (196).

## Глава 8. ЭКОЛОГИЯ И БИОЦЕНОЛОГИЯ . . . . . 201

### Экология животных (Г. А. Новиков) . . . . . 201

Состояние экологии животных в начале XX века (201); Развитие экологии животных в 20—40-х годах (204); Экология животных в начале второй половины XX века (205); Развитие экспериментальной экологии (208); Изучение популяций животных (209); Биоценология (211); Изучение динамики численности животных (214); Акклиматизация животных (217); Возникновение экологической паразитологии (218); Экологическая морфология (218); Радиэкология (219); Эволюционная экология (219); Некоторые перспективы экологии животных (220).

### Экология растений (А. Г. Воронов) . . . . . 221

Развитие экологии растений в начале XX века (221); Учение о жизненных формах растений (223); Становление фитоценологии (224); Фитоценология в СССР (228).

## Глава 9. ГИДРОБИОЛОГИЯ (Г. Г. Винберг) . . . . . 231

Начальный период становления гидробиологии моря (231); Исследования планктона (234); Гидробиология пресных вод (235); Продукционно-биологические исследования (241); Значение гидробиологии для охраны чистоты вод (245); Проблемы современной гидробиологии (247).

## ЧАСТЬ ВТОРАЯ

## ИЗУЧЕНИЕ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ КЛЕТКИ И ТКАНЕЙ, НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ

## Глава 10. ЦИТОЛОГИЯ (С. Я. Залкинд) . . . . . 249

Новые методы и средства исследования (250); Физико-химическое изучение клетки (256); Изучение проницаемости (259); Ультраструктура клетки (261); Химическая цитология (261); Энергетика клетки (263); Проблема клеточного деления (264); Цитология наследственности (266); Новейшие направления в цитологии (268); Особенности современной цитологии (269); Некоторые перспективы развития цитологии (270).

<b>Глава 11. ФИЗИОЛОГИЯ КЛЕТКИ</b> <i>Е. Б. Бабский</i> . . . . .	<b>272</b>
Техническое перевооружение физиологии (272); Исследования функционирования клетки. Мембранная теория (273). Исследование проведения нервных импульсов (277); Изучение двигательных функций (277); Изучение возбуждения и торможения (279); Физиология памяти (280); Физиология и кибернетика (281).	
<b>Глава 12. БИОФИЗИКА</b> <i>(Б. Н. Тарусов)</i> . . . . .	<b>285</b>
Два истока биофизики (285); Биофизические исследования в физике (287); Биофизические исследования в биологии (289); Разработка коллоидной теории и кинетики протоплазматических процессов (289); Работы Ж. Лёва (291); Развитие физико-химических исследований в медицине (292); Энергетическое направление (293); Биофизика в СССР (294).	
<b>Глава 13. ГЕНЕТИКА. ЗАРОЖДЕНИЕ ХРОМОСОМНОЙ ТЕОРИИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ</b> <i>(В. Н. Сойфер)</i> . . . . .	<b>295</b>
Опыты по гибридизации растений. Накопление сведений о наследуемых признаках (295); Умозрительные гипотезы о природе наследственности (297); Открытие Г. Менделем законов наследования (299); Развитие биометрических методов изучения наследственности (301); Цитологические основы генетики (302); Обоснование хромосомной теории наследственности (303); Проблема внутрихромосомной локализации генов (305); Искусственное получение мутаций (307); Классификация мутаций (308); Искусственное получение полиплоидов (308); Изучение генетических основ эволюции (309); Проблема дробности гена (311).	
<b>Глава 14. АНАЛИТИЧЕСКАЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ</b> <i>(Л. Я. Бляхер)</i> . . . . .	<b>314</b>
«Органообразующие участки зародыша» (314); Каузально-аналитический метод (316); «Детерминирующие» и «индифферентные» факторы развития (317); Мозаичная теория развития (318); «Мозаичные» и «регуляционные» яйца (319); Механистическая и виталистическая концепции эмбрионального развития (321); Маркировка раннего зародыша (322); Теория поля (323); Элементарные модулы формообразования. Дифференцирующие деления (324); Анализ явлений роста (325); Методы экспериментальной эмбриологии (326); Детерминация. Открытие первичного организатора (327); Морфогенез отдельных органов (329); Индуцирующие вещества (331); Формообразовательный аппарат (332); Регуляционная теория индукции (332).	
<b>Глава 15. ЦИТОЭМБРИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ</b> <i>(В. А. Поддубная-Арнольди)</i> . . . . .	<b>334</b>
Строение пыльников и семянчиков (334); Микро- и макроспорогенезы (335); Цитомиксис. Цитоплазматическая мужская стерильность (335); Мужской гаметофит (336); Женский гаметофит (337); Опыление и оплодотворение (337); Зародыш и эндосперм (338); Апомиксис (340); Партенокарпия и полиэмбриония (340); Электронно-микроскопические исследования (340); Многообразие цитоэмбриологических признаков (342); Применение эксперимента в цитоэмбриологии. Изучение цветения, опыления и плодотворения (344); Физиология эмбриональных процессов (345); Применение искусственной питательной среды (346); Искусственное получение апомиктов (348); Обзоры по цитоэмбриологии (349).	
<b>Глава 16. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ</b> <i>(В. В. Скрипчинский)</i> . . . . .	<b>351</b>
Исследования Г. Клебса (351); Изучение роли внешних факторов (353); Фотопериодизм (354); Гормональная теория (356); Теория циклического развития (357); Морфогенез (358); Ритмы и корреляции в процессах развития (359).	

# ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ **ИЗУЧЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ** **ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ**

<b>Глава 17. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ</b> ( <i>К. М. Завадский</i> ) . . . . .	<b>362</b>
Значение менделизма для теории эволюции (363); Коллизия между менделизмом и дарвинизмом (364); Генетический антидарвинизм (365); Механоламаркизм (366); Другие формы антидарвинизма (367); Дарвинисты в период кризиса (368); Исследования естественного отбора (368); Изучение мутационной изменчивости и дарвинизм (373); Математические методы в эволюционной теории (375); Проблема вида (375); А. Н. Северцов о направлениях эволюции (378); В. И. Вернадский об эволюции на уровне биосферы (378); Современный синтез знаний о причинах эволюции на основе дарвинизма (379); Столетний юбилей дарвинизма (382); Разработка проблем макроэволюции (383); Нерешенные вопросы (384); Современный антидарвинизм (385)	
<b>Глава 18. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ</b> ( <i>А. Н. Иванов</i> ) . . . . .	<b>387</b>
Идеалистические концепции эволюции (387); Определение возраста Земли (389); Успехи в изучении палеонтологической летописи (390); Новые методы стратиграфии (391); Новые находки — вклад в филогению (392); Отсутствие переходных форм и сальтационные теории эволюции (393); Соотношение филогенеза и онтогенеза в свете палеонтологических данных (396); Значение неотении (397); Проблема полифилетического происхождения таксонов (398); Изучение докембрийских организмов (399); Взаимодействие истории Земли и жизни (399); Изучение прогрессивной эволюции (402).	
<b>Глава 19. ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ</b> ( <i>Э. Н. Мирзоян</i> ) . . . . .	<b>404</b>
Некоторые направления теоретико-морфологических исследований в XX веке (404); Возникновение эволюционной морфологии животных (406); Теория филэмбриогенеза (407); [Эволюция онтогенеза (408); Главные направления эволюционного процесса (409); Типы филогенетического преобразования органов (411); Учение о редукции органов (413); Проблема корреляций (414); Синтез эволюционной морфологии, экологии, генетики и экспериментальной эмбриологии (414).	
<b>Глава 20. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГИСТОЛОГИЯ</b> ( <i>Э. Н. Мирзоян</i> ) . . . . .	<b>418</b>
Теория параллелизма гистологических структур [(418); Теория дивергентной эволюции тканей (420); Теория филэмбриогенеза в гистологии (421); Проблема меторизиса и гетерохронии. Реактивность и пластичность тканей в онто- и филогенезе (423).	
<b>Глава 21. ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ</b> ( <i>Э. Н. Мирзоян</i> ) . . . . .	<b>425</b>
Истоки эволюционной биохимии (425); Эволюционная биохимия в 20—40-х годах XX века (426); Эволюционная биохимия в 50—60-х годах XX века (428); Методы эволюционной биохимии (433).	
<b>Глава 22. ПРОБЛЕМА ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ</b> ( <i>Г. А. Деборин</i> ) . . . . .	<b>437</b>
Первые гипотезы (437); Значение книги А. И. Опарина (1924) (438); Первичное образование на Земле простейших органических веществ (438); Восстановительный характер первичной земной [атмосферы (440); Абиогенный синтез важнейших органических соединений (441); Возникновение предбиологических систем (443); Эволюция предбиологических систем (444); Коацерватные капли как модель [предбиологической системы (445); Микросферы С. Фокса (448).	



# ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ НОВЕЙШИЕ НАПРАВЛЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Глава 23.	МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ (Б. Ф. Ванюшин) . . . . .	449
	Установление генетической роли нуклеиновых кислот (451); Открытие нуклеиновых кислот и изучение их свойств (452); Биосинтез белка (459); Транспортные РНК и синтез гена (460); Микросомы, рибосомы, трансляция (461); Регуляция активности генов и белков (463); Структура и функции белков (465); Нерешенные проблемы (467); Современное состояние биофизики (468) — Б. Н. Тарусов; Молекулярная биофизика (468) — Б. Н. Тарусов; Клеточная биофизика (469) — Б. Н. Тарусов.	
Глава 24.	МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА (В. Н. Сойфер) . . . . .	474
	Тонкая структура гена (474); Функциональная структура генов (478); Генетический код (479); Репликация ДНК (481); Генетический контроль синтеза белков (482); Точное строение кодонов (484); Молекулярные механизмы рекомбинации (486); Мутации и генетический код (487); Регуляция генной активности (491); Репарация генетических повреждений (494).	
Глава 25.	ВИРУСОЛОГИЯ . . . . .	496
	Зарождение вирусологии [М. И. Гольдин] . . . . .	496
	Принципы организации вирусов (496); Развитие фитовирусологии (497). Возникновение и развитие учения о вирусах бактерий (Я. А. Парнес) . . . . .	502
	Развитие представлений о лизогении (504); Расшифровка природы лизогении (507).	
	Изучение вирусов животных и человека (Э. Р. Пилле) . . . .	516
Глава 26.	ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ (Л. Я. Бляхер, А. А. Нейфах) . . . . .	524
	Активация яйца (524); Цитологическое изучение оплодотворения (527); Оплодотворение и организация яйца (528); Значение кариогамии (530); Развитие как реализация наследственной информации (531); Тотипотентность ядер и их дифференцировка (534); Факторы дифференцировки (536); Механизмы дифференциальной активности генов (539); Последующие этапы реализации наследственной информации (540).	
Глава 27.	ИЗУЧЕНИЕ БИОСФЕРЫ И ВОПРОСЫ ВОСПРОИЗВОДСТВА И ОХРАНЫ ЖИВОТНОГО И РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА (М. М. Камшилов) . . . . .	543
	Изучение структуры и функции биосферы (543); Биотический круговорот (547); Организация биосферы (549); Происхождение биосферы (551); Нарушение биотического равновесия под влиянием деятельности человека (552); Воспроизводство и охрана животного и растительного мира (553); Ноогенез и ноогеника (556).	
Глава 28.	КОСМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ (О. Г. Гавенко, В. Б. Малкин) . . . . .	560
	Возникновение космической биологии (560); Труды К. Э. Циолковского (561); Проблемы современной биоастронавтики (564); Экофизиология (565); Экофизиологические исследования на животных (565); Влияние ускорений (566); Влияние невесомости (568); Влияние гиподинамии (569); Влияние высотных факторов и принципы формирования искусственной газовой среды в кабине (570); Влияние ионизирующего излучения (571); Экология замкнутых систем (572); Экзобиология (575).	

<b>Г л а в а 29. ПРИМЕНЕНИЕ МАТЕМАТИКИ И КИБЕРНЕТИКИ В БИО-</b>	
<b>ЛОГИИ (М. Б. Беркинблит, М. Г. Гаазе-Рапопорт) . . . .</b>	<b>579</b>
<p>Некоторые закономерности проникновения математических методов и идей в биологию (580); Математические модели, основанные на использовании представлений физики и химии (581); Использование в биологии теории информации (584); Теория управления и биология (588); Процессы регуляции в клетке (590); Моделирование самовоспроизведения (590); Модели межклеточного взаимодействия и формообразования (591); Регуляция функциональных процессов в организме (592); Моделирование взаимоотношений организма со средой. Математическая психология (593); Математические модели в генетике популяций и в теории эволюции (596); Математические модели в экологии. Модели биогеоценозов (598).</p>	
<b>Л И Т Е Р А Т У Р А . . . . .</b>	<b>600</b>
<b>И М Е Н Н О Й   У К А З А Т Е Л Ь . . . . .</b>	<b>631</b>

**История биологии  
с начала XX века до наших дней**

*Утверждено к печати  
Институтом истории естествознания и техники  
Академии наук СССР*

Редакторы издательства  
*Н. А. Потехина, Л. К. Соколова*  
Художник *Н. А. Седелъников*  
Художественный редактор *Т. П. Поленова*  
Технический редактор *В. Д. Прилепская*  
Корректор *Л. С. Агапова*

Сдано в набор 3/VI 1975 г.  
Подписано к печати 5/XI 1975 г.  
Формат 70×100<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага № 1.  
Усл. печ. л. 53,21. Уч.-изд. л. 55,3.  
Тираж 15 300. Т-19306. Тип. зак. 2461.  
*Цена 4 р. 20 к.*

Издательство «Наука»  
103717 ГСП, Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука»  
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10













# ПРОТЯЖИТЕЛЬНОСТЬ

С НАЧАЛА  
XX ВЕКА  
ДО  
НАШИХ  
ДНЕЙ